云 南 植 物 研 究 1997; **19** (2): 103 ~ 127
Acta Botanica Yunnanica

赤爬属的系统学研究

李建强
(中国科学院武汉植物研究所，武汉 430074)

摘要 采用比较形态学方法，本文详细地描述了赤瓟属植物根、根状茎、茎、卷须、花序、花萼、花冠、雄蕊群、雌蕊群、果实、种子以及毛被的形态特征，并讨论了某些形态学性状的系统学意义。本文首次描述和记录了该属植物的传粉生物学特征以及传粉媒介，并讨论了造成该属某些种结实率低的原因。本文还根据现存赤瓟属及其近缘属植物的分布式样以及它们的属下分类群的系统演化式样，确定了中国的横断山系和大巴山系地区是该属植物的现代分布中心和分化中心，而中国云南南部和中南半岛北部地区的季节性山地雨林是该属植物的起源中心。在综合大量资料的基础上，本文对赤瓟属作了分类学修订。确认该属有 22 种，2 变种，归并了 2 种和 10 变种。

关键词 赤瓟属，葫芦科，系统学

ON THE SYSTEMATICS OF THLADIANTHA (CUCURBITACEAE)

Li Jianqiang
(*Wuhan Institute of Botany*, *Chinese Academy of Sciences*, Wuhan 430074)

Abstract Based on a great deal of comparative morphological data (including root and rhizome, stem, leaf, tendril, inflorescence, calyx, corolla, androecium, gynoecium, fruit, seed, and indumentum), an attempt is made to determine the evolutionary polarization of the characters and whereby to arrange the species systematically in *Thladiantha*. The four characters are as follows:

1) Bracts: flabellate, incised → flabellate, dentate → bract foliaceous → bract absent;
2) Sepals: narrowly lanceolate → broadly lanceolate → ovate - cordate → flabellate;
3) Sepals: entire → 1 ~ 3 dentate → irregularly shallow divide;
4) Fruits: with short and thin scales on the surface → scale absent
   → with verrucose or wide and thick scales on the surface

POLLINATION BIOLOGY

Because of their dioecious nature, insects as pollination medium are very important in the sexual reproductive procedure of *Thladiantha*. Three species, *T. hookeri*, *T. pustulata* var. *pustulata* and *T. cordifolia* are pollinated by a kind of bees, *Ctenoplectra cornuta* Crib in Yunnan. The embryo develops normally in the three species. The contrary example was found in the species *T. capitata*, which is distributed in the west of Sichuan. Pollinator is unable to visit *T. capitata* in Mt. Emei, because of the higher elevation (1900 ~ 2300 m) and the continuous wet weather in the flowering time (June and July). The result of experimental embryology shows that

1996 - 07 - 27 收稿，1996 - 11 - 04 接受发表

the fertilization is prevented and embryonic development stops at the stage of megasprorgensis in this species.

PHYTOGEOGRAPHY

The pollen fossils correctly identified of Cucurbitaceae confirm that the plants of this family occurred in Oligocene (Cenzoic). In Maryland state of the Unite States of America, the pollen grains of Sicyos, an advanced taxon, were discovered in the middle and late Miocene, which suggests that the plants of Cucurbitaceae had fully developed in Miocene on N. America, and had appproched the current evolutionary level. No fossil evidence has been reported so far in *Thladiantha*.

In *Thladiantha*, the total 22 species are distributed in China. Among them, 19 species are endemic to China, and only three species are distributed in the other countries.

In China, there are 17 species distributed in Sichuan and Yunnan, accounting for 77% of the total species. They are mainly distributed in Hengduan Mountains (including NW. and SW. Yunnan, SW. Sichuan and SE. Xizang), and Daba Mountains (including E. and SE. Sichuan, W. Hubei, S. Shaanxi and Shanxi). These two regions are probably the distribution centre and differentiation centre of *Thladiantha*. *T. cordifolia* is probably a primitive taxon in this genus. This species is distributed in the S. & SW. China, Nepal, India, Bangladesh, Bhutan, Thailand, Vietnam, Laos and Indonesia. Most interstingly, the genus *Baijiania*, a sister group of *Thladiantha*, is also of simillar distribution. Therefore, the genus *Thladiantha* probably originated from the mountain regions with seasonal rain forests in the south of Yunnan (China) and the north of Indo-china.

Ctenoplectra cornuta Crib is a pollinator of *Thladiantha*. *Ctenoplectra* includes four species which are disjunctively distributed in Australia, Africa and China (south of Yangtze river). This fact suggests that Africa is also a key place for the origin of the Cucurbitaceous plants.

TAXONOMY

From 1833 to now, 45 species names have been validly published in *Thladiantha*. In this study, only 22 species and 2 varieties are acknowledged. In addition, 2 species (*T. globicarpa* and *T. cinerascens*) and 10 varieties (*T. cordifolia* var. *tomentosa*, *T. cordifolia* var. *tonkinensis*, *T. henryi* var. *verrucosa*, *T. hookeri* var. *palmatifolia*, *T. hookeri* var. *pentadactyla*, *T. hookeri* var. *heptadactyla*, *T. nudiflora* var. *macrocarpa*, *T. nudiflora* var. *membranacea*, *T. sessilifolia* var. *longipes*, and *T. villosula* var. *nigrita*) are combined.

Key words *Thladiantha*, Cucurbitaceae, Systematics

赤瓟属（*Thladiantha*）是俄国植物学家 A. Bunge 1833 年根据采自中国北京的标本建立的，仅包括该属的模式种 *T. dubia* Bunge（Bunge，1833）。Thladi 和 antha 取意于希腊字，前者意为“去雄”，后者意为“花”。Bunge 关于该属的概念是建立在对雄花的描述上的，即：“雄蕊 5 枚，花丝全部分离，花药卵状长圆形，二室，内向开裂。花瓣 5，3 枚较大，2 枚较小，近二唇形，着生在中央较大的花瓣基部的鳞片宽，内折，遮盖着不发育的，难察觉的雌蕊”。继 Bunge 之后，陆续有植物学家在该属名下发表新种及从分类学角度对该属进行研究（Clarke，1879；Cogniaux，1881；Oliver，1892；Muller & Pax，1894；Gagnepain，1918；Handel-Mazzetti，1936；Chakravarty，1959；Keraudreu-Aymonin，1975）。Cogniaux（1916）首次对全世界范围内的赤瓟属植物进行了分类学研究，他的赤瓟属概念包括了部分罗汉果属和白兼果属植物（李建强，1993），共 23 种，其中有 7 个新种。C. Jeffrey（1962，1980）对葫芦科的系统分类做了一系列出色的工作。在我国，路安民、张志耘等对该属作过分类学修订（路安民等，1981，1986；张智，1989）。据统计，从 1833 年至今 163 年中，在赤瓟属名下共发表种级名称 45 个，本研究结果仅承认 22 种。

除分类学研究以外，其它分支学科对赤瓟属的研究报道很少，仅仅包括解剖学（李建强，1995；李建

强等，1992；Chakravarty，1958，1937;)，细胞染色体（李建强等，1993；Moore，1977，1974；Darlinton & Wylie，1934;)，植物化学（Nie，Tanaka，Miyakoshi，*et al*.，1989)，孢粉学研究（Jeffrey，1963；Marticorena，1963；Zhang *et al*，1989；邹琦丽，1981)。

1 形态学性状及其演化

1.1 根状茎（图 1：1～2）

赤瓟属植物的地下部分过去的文献均记作根或块状根。解剖学资料表明，其地下部分应称作根状茎，因其维管束的排列方式更接近于茎呈轮状排列而与根的木质部和韧皮部相间排列相差很远（李建强，1995)。

根状茎可分成横走的根状和块状的根茎，前者通常不增粗，横走，极伸长，如增粗时，缢缩成节状；后者小的如柱状（3×2cm)，大的扁圆球形（如 *T. hookeri*，栽培在昆明植物所植物园温室中)。赤瓟属仅 *T. dubia* 和 *T. hookeri* 两种植物具块状地下茎，前者是典型的温带植物区系成分；后者分布于热带和亚热带高山区，有趣的是分布在热带（西双版纳）低海拔地区的居群为横走的地下茎，而在亚热带高海拔地区（昆明西山、丽江玉龙山，四川峨嵋山和金佛山）兼有具横走地下茎和块状茎的居群。如果将块状茎解释为植物对高寒环境的一种适应形式，在贮藏养料上，块状茎比起横走的地下茎显然是一种进化的类型。

1.2 叶（图 1：3～6）

赤瓟属植物的叶可分作单叶和复叶两类。复叶仅出现在 *T. hookeri* 中，大量的野外观察记录表明，该种植物叶的形态多变，即单叶边缘具细齿，单叶浅裂，2～3 深裂，3 小叶至 5 小叶（稀为 7 小叶）的掌状复叶，有时在一株植物体上上述几种类型的叶均存在，而且在植株的基部着生的叶常为不分裂或分裂的叶，中部以上则为 3～5 小叶的掌状复叶。单叶类型中除 *T. pustulata* var. *pustulata*，*T. lijiangensis* 和 *T. villosula* 叶片具粗齿或浅裂外，其余种类叶的边缘仅具细的胼胝质齿。从 *T. hookeri* 叶的变化规律，即初生先发的叶多为不分裂或分裂的单叶，后生迟发的叶多为 3～5（7）小叶的掌状复叶，可以证实赤瓟属叶的演化途径是由单叶不分裂→单叶浅裂、深裂→3～5（7）枚小叶的掌状复叶。

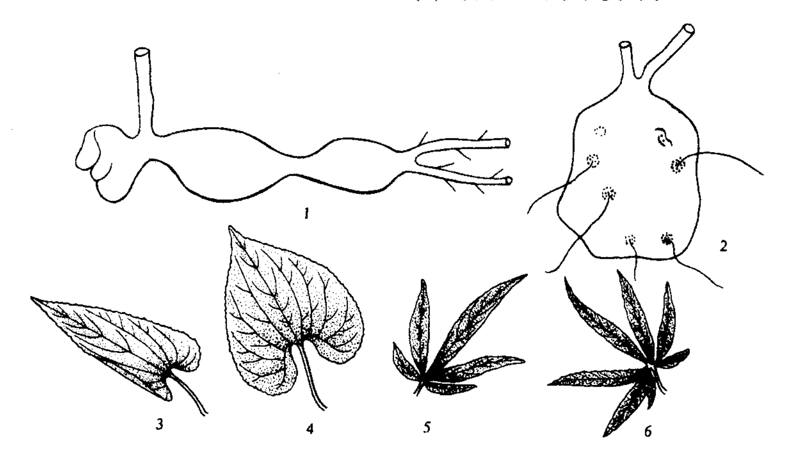


图 1 赤瓟属植物的根状茎和叶。异叶赤瓟（1）和赤瓟（2）的根状茎；长叶赤瓟（3)，鄂赤瓟（4）和异叶赤瓟（5，6）的叶。

Fig. 1 The rhizomes and leaves in *Thladiantha*, rhizome of *T. hookeri* (1), *T. dubia* (2); leaves of *T. longifolia* (3), *T. oliveri* (4), *T. hookeri* (5) and (6).

1.3 **卷须**（图2：9～10）

可分为卷须不分叉（如 *T. villosula*，*T. dubia* 等）和卷须二分叉（如 *T. davidii*，*T. nudiflora* 等）两种类型。卷须的分支式样在种内是相对稳定的，因此常常作为划分种的标准。这通常是对植株较老的部位而言，在植株幼嫩部位如茎尖，本来二分叉的卷须（如 *T. lijiangensis* 等）出现卷须不分叉，这可能是发育、分化不完全而形成的一种假像。

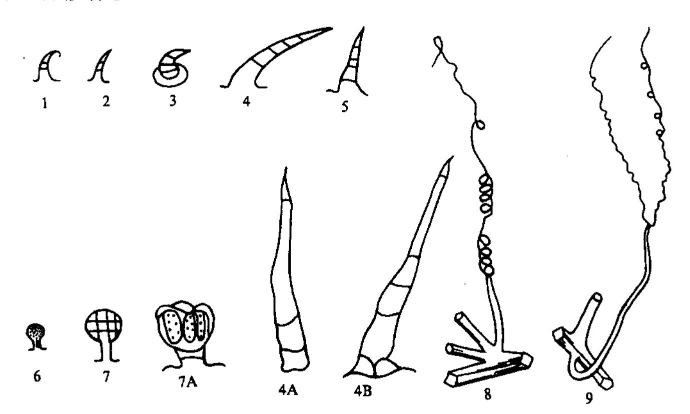


图2 赤瓟属植物的毛和卷须。具钩短刚毛（1），2（3）细胞短柔毛（2），2（3）细胞短刚毛（3），4（6）细胞长柔毛（4*A*，4*B*），3（4）细胞硬刚毛（5），单细胞腺质茸毛（6），多细胞腺毛（7，7*A*，纵切面）。卷须不分叉（8），卷须二分叉（9）。

Fig. 2 The hairs and tendrils in *Thladiantha*. Scabrous short bristly hair which is hooked at the top (1), 2～3 - celled short hairs (2), 2～3 - celled scabrous bristly hair (3), 4～6 - celled shag - hair (4A, 4B), 3～4 - celled bristly hair (5), one - celled papillose glandular hair (6), multi - celled glandular hair (7, longitudinal section, 7A). Simple tendril (8), dichotomous tendril (9).

1.4 **花序**（图3：1～9）

花序的类型在赤瓟属内变化较大，有时在一个种内也有明显的变化（如 *T. hookeri*）。按照花由多到少的顺序，可分为聚伞式圆锥花序、单花＋圆锥花序、圆锥花序（包括花梗缩短形成的头状花序和数个总状花序着生在总花序梗一侧）、单花＋总状花序、总状花序、2～3（4）朵花簇生在一短总梗上和单花。在它们当中，所有的单花类型的花较大，花梗显著伸长，且在花梗的上部具关节（图3：9），由此可以推断单花实际上是由花序简化形成的，关节则是花序简化过程中遗留下来的痕迹。因此，赤瓟属花序的演化途径依次从聚伞式圆锥花序→单花＋圆锥花序→圆锥花序→单花＋总状花序→总状花序 2～3（4）朵花簇生在一短总梗上→花单生。

1.5 **苞片**（图4：1～6）

赤瓟属有6种植物具苞片，即 *T. cordifolia*，*T. grandisepala*，*T. medogensis*，*T. dubia*，*T. nudiflora*，*T. punctata*。前3种植物的苞片较大，扇形，边缘呈撕裂状或为齿状；后3种为小的叶状苞片。苞片演化的方向可能是由大的扇形撕裂或齿裂状苞片减化到小的叶状苞片，最后发展到苞片完全消失。从植物分布式样来看，具扇形、撕裂或齿裂状苞片的3种植物分布在亚洲热带低海拔地区或亚热带高山区（海拔 1800～3000m），而具叶状苞片的3种植物分布在亚热带乃至温带的高山、丘陵和平原地区，其中 *T. nudiflora* 和 *T. punctata* 既有无苞片的居群，又含有苞片的居群，很可能是一种中间的过渡类型。

1.6 **萼片**（图4：1～6，1*A*～6*A*，7～11）

萼片的形态、大小在赤瓟属种间呈现出一些有规律的变化，常常作为划分物种和研究种间演化关系的重要依据。根据萼片大小分成3类：大型萼片（10～20×4～6（11）mm），如 *T. longisepala*，*T. medogensis*

等；中型萼片（5~9×1~3mm），如 *T. oliveri*，*T. lijiangensis* 等；小型萼片（4（5）×1~1.5mm），如 *T. montana*，*T. dentata* 等。萼片形状以披针形为主，稀为线形或扇形。披针形萼片又可分为三角状披针形（*T. setispina*），卵状披针形（*T. nudiflora*），宽披针形（*T. nudiflora*），线状披针形（*T. capitata*）。线形萼片以 *T. oliveri* 最为典型。在 *T. davidii* 中，线形萼片先端钝圆，舌形，而 *T. medogensis* 的萼片为扇形。萼片的脉数以3脉为主，稀为1脉（*T. capitata*）。一般说来，萼片的形态及大小在种内的变化幅度不大，但在 *T. davidii* 和 *T. grandisepala* 中，萼片的变化相当强烈，尤其是后者，萼片由宽披针形（宽4mm）发展到狭卵形（宽7mm）；由一侧三角状齿裂发展到两侧三角状齿裂，呈现出一系列的形态变化，有时在1朵花上可以见到其演化的不同阶段（图4：7~11）。萼片在形态上的强烈的变异，反映出物种在形成过程中的不稳定性，一方面给物种的划分增加了困难，另一方面则使我们对于物种形成过程有更深刻的认识。

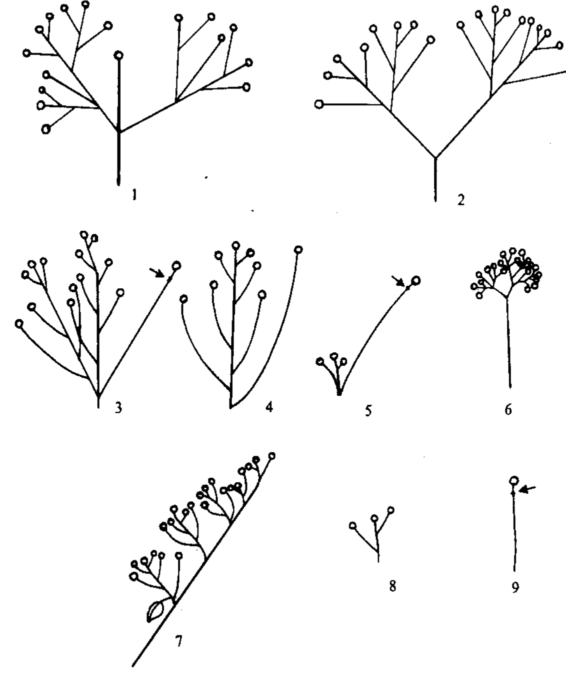


图3　赤瓟属植物雄花序的类型。聚伞式圆锥花序（1），圆锥花序（2），单花+圆锥花序（3），总状花序（4），单花+总状花序（5），头状花序（6），数个总状花序着生在一主轴上（7），2~3（4）朵花着生在一主轴上（8），单花（9），箭头示关节。

Fig. 3 Types of male inflorescence in *Thladiantha*. Cymose panicle (1), panicle (2), single flower + panicle (3), raceme (4), single flower + raceme (5), capitulum (6), some racemes in one rachis (7), 2~3 (4) flowers in one rachis (8), single flower (9), arrow showing joint.

在赤瓟属内，萼片的演化朝着两个方向发展。首先萼片是由全缘向分裂的方向发展。在裂苞组中，*T. cordifolia* 的萼片是全缘的，*T. grandisepala* 则具1~2齿裂。最近在西藏墨脱地区的标本中发现的一新种 *T. medogensis*，其萼片宽达11mm，扇形，且边缘具不规则浅裂（图4：6A）。另一方面，萼片则是由窄小向宽大的方向演化。*T. cordifolia* 的萼片为狭披针形，其分布区很广，而 *T. grandisepala*，*T. longisepala* 和 *T. lijiangensis* 的萼片则为宽披针形和卵状心形，它们局限分布在横断山脉地区，是比较特化的分类群。

1.7　花冠（图5）

在野外观察以及从标本上可以看到，绝大多数种类雌花的花冠明显地大于雄花花冠，雌株的数目也远远少于雄株个体的数目。

花瓣的形状多为卵形和卵状长圆形，稀为长卵形，如 *T. longifolia*。幼时花瓣呈单覆瓦状排列，开放时常外卷。花瓣腹面通常被腺质茸毛，在背面脉上通常被短柔毛和先端具钩的短刚毛或疏被多细胞长柔毛（如 *T. villosula*）。花瓣具基脉5条，有时侧边2条不明显（*T. dentata*），稀7脉（*T. longisepala*）。有的种类花瓣背面脉汇合，隆起形成皱折（*T. longifolia*），基脉在中部以上分支，形成网脉。

1.8　雄蕊群（图5）

5枚雄蕊，4枚两两成对，第5枚单生，成对雄蕊的花丝在基部靠合，药室通直。雄蕊群性状的稳定性和特殊性是该属区别于赤瓟亚族（*Thladianthinae*）其它属的重要特征。然而在碧江（云南）采得的一号标本（*T. montana*，碧江，怒江队04222）中，发现了一朵雄花中具6枚雄蕊，排成3对，但其中1枚雄蕊明显地比其它5枚雄蕊小，花药发育不良。奇怪的是除这朵雄花外，该标本上的其它雄花均为5枚雄蕊。

可能的解释有两种，一种是畸形，这在自然界普遍存在。另一种是返祖，现存的葫芦科植物中通常最多为5枚雄蕊，但盒子草的变种云南盒子草（*Actinostemma tenerum* var. *yunnanensis* A. M. Lu et Z. Y. Zhang）有6枚雄蕊。联系到赤瓟属花筒沿部着生的膜质透明的鳞片，如果将鳞片解释成雄蕊退化遗留的痕迹，那么赤瓟属的祖先雄蕊的数目应是6枚或者更多。

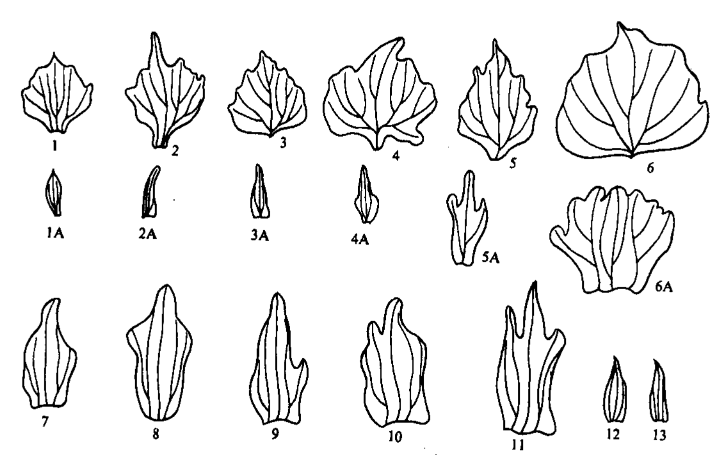


图4 赤瓟属植物的苞片和萼片 大苞赤瓟的苞片（1～3）和萼片（1A～3A），大萼赤瓟的苞片（4～5）和萼片（4A～5A），墨脱赤瓟的苞片（6）和萼片（6A），大萼赤瓟萼片（7～11）和大苞赤瓟萼片（12～13）的形态变异。

Fig. 4 The bracts and sepals in *Thladiantha*, bracts of *T. cordifolia* (1～3), sepals of *T. cordifolia* (1A～3A), bracts of *T. grandisepala* (4～5), sepals of *T. grandisepala* (4A～5A), bract of *T. medogensis* (6), sepals of *T. medogensis* (6A), the variation of sepals in *T. grandisepala* (7～11), the sepals of *T. cordifolia* (12～13).

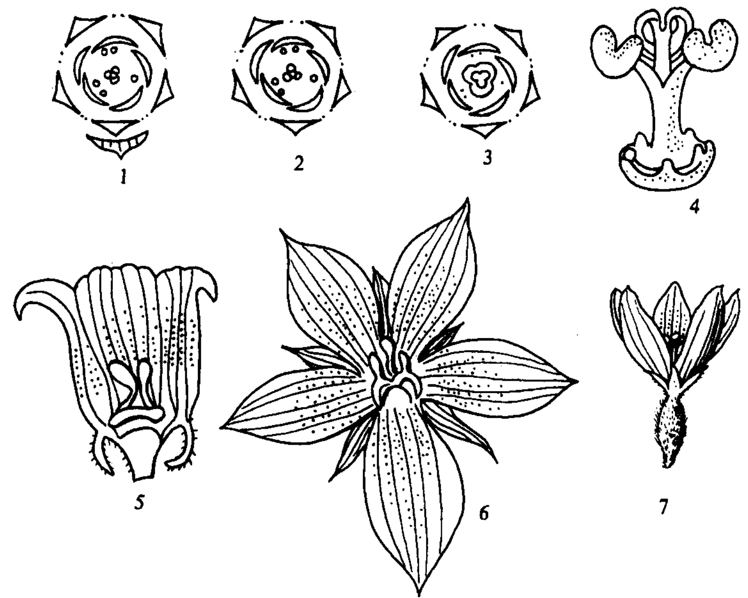


图5 赤瓟属植物花的形态。 花图式：裂苞组（1）和赤瓟组（2）的雄花，赤瓟属的雌花（3）；雌花：示退化雄蕊，花柱和柱头（4）；雄花：示雄蕊，鳞片和退化雌蕊（5～6）；雌花的表面观（7）。

Fig. 5 The morphology of flowers in *Thladiantha*. The flower diagram: male flower of the Sect. Fidobractea (1), the Sect. Thladiantha (2), female flower of *Thladiantha* (3); female flower: showing staminodes, style and stigmas (4), male flower: showing stamens, scales and pistillode (5～6); outside view of the female flower (7).

1.9　**雌蕊群**（图 5）

花柱 3 裂，柱头肾形，2 裂，在该属中是十分稳定的性状，但子房的形状以及子房表面是否具鳞片或疣状突起物均是分类的重要依据。

退化雄蕊 5 枚，两两成对，1 枚单生，刺状，先端无药室或具不发育的药室。

胎座：葫芦科植物的胎座在形态上的特殊性，曾经引起过解剖学家的兴趣。尽管今天绝大多数学者都认为该科属于侧膜胎座，但曾有报道葫芦科的胎座存在中轴胎座向侧膜胎座过渡的类型（康文隽等，1986）并认为葫芦科的侧膜胎座是由中轴胎座进化形成的（Puri，1954；康文隽等，1986）。

赤瓟属胎座是由 3 个心皮组成的侧膜胎座。每一心皮的边缘首先呈向心向内的弯曲，这样在腔室之间形成分隔。然后，心皮边缘再呈离心的弯曲，每一腔室再次被隔开。此时，每一心皮均为双层表皮结构，呈 T 形。3 个心皮均有一条边向腔室中央伸入，并在中心处汇合。在外形上酷似中轴胎座，但无中央维管束，而且随着胎座的进一步生长，腔室的中央慢慢形成一空腔，即心皮边缘彼此分离。胚珠并不着生在腔室中央，而着生在 T 形心皮向两侧弯曲的部位。显然，赤瓟属的胎座不是中轴胎座，而是侧膜胎座。

赤瓟属的子房是由花筒和心皮共同构成的。因为雌花处于花蕾时，子房已经开始膨大，实心柱状。此时在子房横切面上，除维管束分布于薄壁组织中外，心皮还未分化出来，而子房维管束的数目与花萼维管束的数目一致（Puri，1954）。

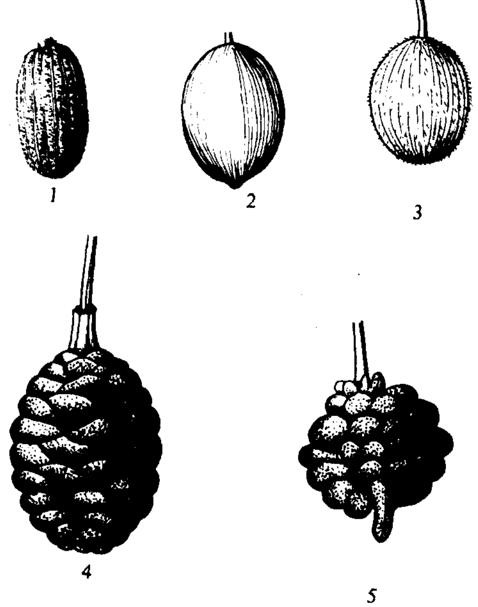


图 6　赤瓟属植物果实的类型。大苞赤瓟（1）皱果赤瓟（4）和云南赤瓟（5）果实的外果皮上具皱折；齿叶赤瓟（2）和刚毛赤瓟（3）的果实上具平滑的外果皮。

Fig. 6 Types of fruits in *Thladiantha*. The verrucose fruits of *T. cordifolia* (1), *T. henryi* (4) and *T. pustulata* (5); the smooth fruits of *T. dentata* (2) and *T. setispina* (3).

1.10　**果实**（图 6：1～5）

多为长圆形，稀为卵球形和纺锤形。果实的形状有时在一个种内变化较大，如南赤瓟在华东地区多为卵球形，在华中，西南地区多为卵形或纺锤形；又如齿叶赤瓟，多为长圆形，在四川金佛山发现该种有些个体的果实近葫芦形。果实中等大，3～6×2～4cm，幼时绿色，成熟时一般为黄白色，稀为橙红色（如南赤瓟），肉质浆果，不开裂。有时成熟的果实由于重力作用从中部拉开，将种子散落。

外果皮突起物：根据外果皮是否具突起物可将赤瓟属植物分成两大类，即光果类和皱果类。皱果类指外果皮向外突出形成瘤状或鳞片状突起。鳞片有的薄而窄，呈纵向和横向排列，如 *T. cordifolia*；有的鳞片则较宽厚，且向下自然下垂，如 *T. henryi*；瘤状突起仅见于 *T. longifolia*，这类突起物在花时幼小的子房上不太明显，尤其在干标本上不易看出，但果熟时则十分明显。除突起物之外，皱果赤瓟的果实基部的鳞片贴果梗下沿，下沿部分长达 5mm。外果皮突起物演化的方向是以裂苞群为原始类型，并参考苦瓜属外果皮突起物类型推论出来的，认为果实具纵、横向排列的窄而薄的鳞片状突起是原始的。它的一支朝着外果皮上的突起物趋于退化、消失的方向演化，形成了光果类群，而 *T. setispina* 可能是这条演化路线上的中间类型，其刚毛着生在果实表面的小鳞片状突起之上。它的另一支外果皮突起物趋于更加发达而形成了皱果类群，显然这是赤瓟属较为特化的类群。

1.11 **种子**

多数，水平生，为一稍肉质的黄白色的假种皮包被。种子熟时为黑褐色或黑色，未成熟时为黄白色。种子的基本形状是卵形，大小在4～8×2．8～5 mm之间，表面具瘤状突起或光滑。

1.12 **毛被**（图2：1～8）

毛的类型可分为：(1) 具钩短刚毛，常生于花瓣背面脉上和萼片上；(2) 短柔毛，常见于叶柄和花梗上；(3) 多细胞短刚毛，见于叶片腹面，其基部膨大，白色，毛脱落后留下白色糙点；(4a) 多细胞长柔毛，见于叶的背面，基部不膨大，如 *T. nudiflora* 等；(4b) 多细胞长柔毛，见于叶的背面，基部膨大；(5) 硬刚毛，见于果实上，基部为鳞片状加宽，上部生一多细胞刚毛，如 *T. setispina*；(6) 单细胞腺质茸毛，生于花瓣腹面；(7) 多细胞腺毛，见于叶片腹面，如 *T. nudiflora* 和 *T. hookeri*。

从上述性状状态的分析中我们总结出赤瓟属在其系统演化上具有重要意义的那些性状的演化规律如下：(1) 苞片扇形、撕裂或扇形、短齿裂是原始的，苞片叶状或无苞片是特化的；(2) 萼片狭披针形是原始的，而宽披针形、卵状心形是特化的；(3) 萼片全缘是原始的，萼片分裂是特化的；(4) 外果皮具薄而窄的鳞片状突起是原始的，而外果皮光滑无突起物和外果皮具宽厚的鳞片突起是特化的。

综上所述，作者同意路安民等1981年提出的赤瓟属属下的分类系统。赤瓟属最初分化的两支，形成了现在的裂苞组和赤瓟组，其中裂苞组是相对原始的类群，赤瓟组则代表着相对特化的类群。赤瓟组的19种植物进一步分化成两支，其中光果亚组是较皱果亚组更为原始的类群。

2 传粉生物学观察

赤瓟属均为雌雄异株，一般说来雄株的数目远超过雌株。雌雄株间的距离，如生长在云南峨山县塔村的 *T. cordifolia*，雌雄株几乎是生长在一起的；而昆明西山的 *T. hookeri*，雌株不仅少，而且与雄株之间的距离也较远。雄花的花期较长，常常果实已成熟，雄花仍在开放，如四川峨嵋山的 *T. nudiflora*，金佛山的 *T. dentata* 和云南峨山的 *T. cordifolia*。

赤瓟属植物雄花开放时，其花药已经纵裂开来，花粉散落在花冠上。花冠的腹面有一种腺质茸毛，能分泌汁液将花粉吸聚在花冠上。赤瓟属植物依靠自己鲜黄色花冠以及花瓣腹面的腺质茸毛，吸引角栉距蜂（*Ctenoplectra cornuta* Crib）传粉。角栉距蜂属蜜蜂总科，准蜂科，栉距蜂属（吴燕如，私人通信）。作者在云南嵩明县阿子营乡果东村对 *T. pusulatat* var. *pustulata* 作了一天实地观察。传粉时间以花盛开期（6月）上午10时至下午5时最佳。角栉距蜂停落在雄花的花冠上，慢慢将身体移向花冠基部，因为腺质茸毛主要着生在花冠的中部以下。在它们吸食花部腺体汁液的同时，其腿部和背部沾上了花粉粒。同样的情况我们也在 T. cordifolia 和 T. hookeri 的雄花上看到，传粉媒介也是角栉距蜂。在这里，昆虫作为传粉媒介对于完成赤瓟属植物的有性生殖过程起到了关键性的作用，这可以 *T. pustulata* var. *pustulata* 和 *T. cordifolia* 具较高的座果率和结实率为证。另一个有趣的例子是生长在四川峨嵋山的 *T. capitata*。该种在峨嵋山南坡分布在海拔1800～2300m的路旁和林缘。7月份当我们在峨嵋山采集时，正值花盛开时节。由于海拔较高，加上阴雨绵绵，一路上没有见到传粉的昆虫来访，只有许多瓢虫吸食赤瓟属植物的汁液。我们在这一地区固定的胚胎学材料，雄配子体发育的材料几乎有一半是败育的；雌配子体发育状况不良，胚囊内积累了大量的淀粉粒，而见不到正常的卵细胞、助细胞、反足细胞和极核。有趣的是在逐渐解体的胚囊中，有时可见到两个还未融合的极核，其核仁极为明显。10月份正值果期，在原来的采集地区内没有找到成熟的果实。据当地药农介绍，该植物极少挂果。

以上事实说明，角栉距蜂作为传粉媒介，在赤瓟属植物的有性生殖方面起到了重要的作用。*T. capitata* 结实率低的现象，与当地海拔太高和持续的阴雨天气限制了昆虫的活动有关。

3　地理分布和种系发生

尽管有人认为葫芦科的叶片化石存在于古新世(Paleocene),但已经正确鉴定的花粉资料表明葫芦科植物大约出现在新生代（Cenozoic）的渐新世(Oligocene)，距今大约 3600 ~ 2300 万年（Cronquist, 1981)。在美国东部马里兰州的中新统（Miocene）中期和晚期地层中找到了类似葫芦科 *Sicyos* 属的花粉（该群植物花粉具 7 ~ 10 孔沟，表面有刺（Leopold, 1969)。*Sicyos* 属为葫芦科中特化的类群，这表明在中新世时葫芦科植物在美洲大陆上已经得到了很好的发展，大致接近现代的水平。

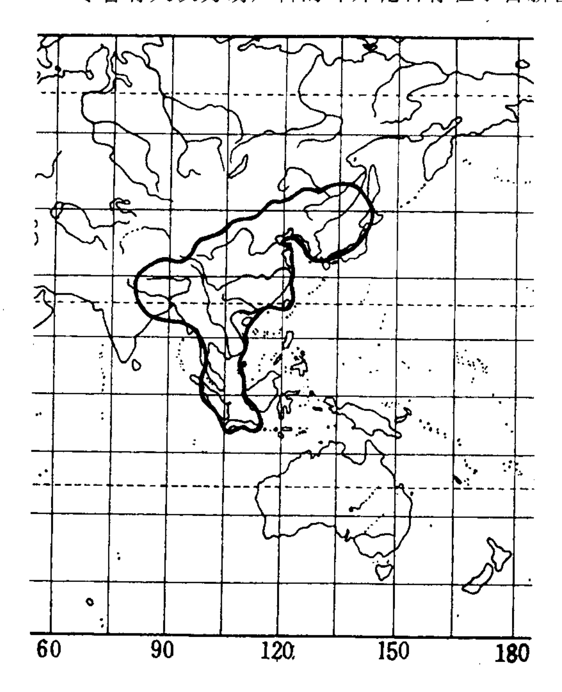


图 7. 赤瓟属的地理分布

Fig. 7 Geographical distribution of *Thladiantha*

赤瓟属是葫芦科中较原始的类群，至今还没有发现它的化石材料。从现有植物分布格局来看，其分布区在东亚和东南亚，即东经 87° ~ 142°，南纬 9° ~ 北纬 46°地区（图 7)。该属 22 种，2 变种，我国均产，其中 19 种为中国特有，仅 *T. dubia* 分布到了朝鲜和日本，*T. hookeri* 分布到了印度东部和中南半岛北部，*T. cordifolia* 分布到了印度半岛东北部、中南半岛和大巽他群岛。

赤瓟属植物的分布状况见表 1，其中中国四川和云南有 17 种，占该属全部种数的 77%，它们主要分布在中国的横断山系和大巴山系地区。在这两大山系中（尤其是横断山系)，不仅种类多，而且还孕育了许多赤瓟属的进化类群如 *T. longisepala*, *T. grandisepala*, *T. lijiangensis*, *T. setispina*, *T. medogensis* 和 *T. henryi* 等。上述地区显然是该属植物的分化中心。依据性状状态分析资料，*T. cordifolia* 具较多的原始性状（具地下横走根状茎；单叶，不分裂；具扇形撕裂状的苞片；萼片狭披针形，不分裂；外果皮具纵、横向排列的薄而窄的鳞片状突起)，仅在花序类型上表现出它较为特化的方面（单花 + 总状花序、总状花序、单花）。有趣的是 *T. cordifolia* 与赤瓟属的姐妹群白兼果属（*Baijiania*）植物的花均具苞片，这可能是它们保留下来的共有祖征。此外，二者在地理分布上也十分相近，前者分布在中国南部和西南部，以及尼泊尔、印度、不丹、泰国、中南半岛、苏门答腊和爪哇；后者分布在中国南部、西南部、台湾以及泰国和马来西亚。作为姐妹群的两个属，它们的原始类群在地理分布上应该是相近的，因为它们有共同的起源。而在上述地区中，中国云南南部和中南半岛北部的山地季节雨林可能是赤瓟属植物的起源地。在辐射扩散的过程中，伴随着物种的形成和分化，其中向南的一支伸展到了爪哇，也许是沿途的生态环境相对稳定，没有对物种形成产生较大的生态压力，物种的分化十分微弱；而向北扩展的一支由于受到山脉抬升和气候变迁的影响，形态上发生了较大的变化，物种的分化相当强烈。这就是今天在横断山系和大巴山系的中、高山地区生存着赤瓟属绝大多数物种的原因。

赤瓟属的传粉媒介之一为角栉距蜂，栉距蜂属共 4 种，分布在澳大利亚、非洲和我国长江以南地区。与赤瓟属在系统演化上关系密切的小球瓜属（*Microlagenaria*）(李建强，1993）和苦瓜属（*Momordica*）在发生上与非洲大陆有密切的联系。栉距蜂属的亚洲、澳洲和非洲间断分布，以及现存的葫芦科植物中具有许多非洲和亚洲间断分布类型，可以暗示出赤瓟属在发生上和非洲大陆之间存在某种微妙的联系。

表1 赤瓟属植物的地理分布一览表

Table 1 Distribution of *Thladiantha* species

种名 Name of species	四川西部	四川东部	云南	湖北西部	贵州	陕西	湖南	西藏	甘肃	河南	广东	广西	福建	浙江	江西	安徽	山西	河北	台湾	江苏	山东	宁夏	辽宁	吉林	黑龙江	内蒙古	中南半岛	印度	印度尼西亚	日本	垂直分布(m) Elevation (in meters)
T. cordifoliia		+	+		+		+	+			+	+															+	+	+		450～2600
T. grandisepala			+																												600～2400
T. medogensis								+																							1800～2000
T. hookeri	+	+	+	+	+																						+	+			600～2900
T. dubia						+			+								+	+			+	+	+	+	+	+				+	300～2000
T. sessilifolia	+																														1800～2300
T. villosula	+		+	+	+	+		+	+	+																					950～3000
T. dimorphantha						+											+														1800～2600
T. nudiflora	+	+		+		+	+		+	+	+			+	+	+				+											600～2300
T. longisepala			+																												2500～3500
T. setispina	+							+																							2000～3000
T. lijiangensis			+																												2200～3400
T. oliveri		+		+		+			+																						650～2600
T. montana			+																												1600～3200
T. maculata				+						+																					500～1300
T. punctata													+	+	+	+			+												500～1300
T. dentata	+	+	+	+	+		+																								600～2500
T. capitata	+																														700～2500
T. davidii	+																														700～2500
T. pustulata		+	+		+																										1300～2400
T. henryi		+		+		+	+																								750～2650
T. longifolia					+		+				+	+	+																		300～2200
总计 Total	8	7	9	7	6	6	5	4	4	3	3	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	

4 分类学的处理

赤瓟属——Thladiantha Bunge, Enum. Pl. China Bor.: 29. 1833; Cogn. in DC., Mon. Phan. 3: 421. 1881, et in Engler, Pflanzenr. 66 (4. 275. 1): 40. 1916, p. p.; Pax & Muller, in Engler & Prantl, Die Naturlichen Pflanzenfamillien, 4. 5: 13, 1894; Hutch., Gen. Fl. Pl. 2: 384, 1967; Kerauderen in Aubreville et Leroy, Fl. Cambodge Laos Vietnam 15: 29, 1975; A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1~2): 61, 1981, et in Fl. Reip. Pop. Sin. 73 (1): 132, 1986.

多年生攀援或匍匐生草质藤本。地下茎横走或块状。攀援或匍匐茎四棱形或稀近圆柱形，具纵向棱沟。卷须单一或二分支，在分支点以上卷曲。单叶，叶片卵状心形，三角状心形，或狭卵状心形，全缘具胼胝质小齿，浅齿裂或为不规则浅裂，稀为掌状分裂或3~5小叶的掌状复叶。雌雄异株。雄花序聚伞圆锥状、圆锥花序、总状花序或为单花；雄花：苞片叶状或为扇形撕裂状或无苞片。花筒浅钟状，萼片5，线形、披针形、卵形、稀为扇形，1~3条脉；花冠钟状，黄色，5深裂，裂片全缘，长圆形，宽卵形或倒卵形，5~7条脉，腹面具腺质短茸毛；雄蕊5，插生于花筒缘部，分离，通常4枚两两成对，花丝在基部靠合，第5枚单生，花丝短，花药长圆形或卵形，全部1室，花药通直；退化雌蕊腺体状，圆锥形；膜质鳞片3，一枚大的鳞片伸展将花筒口遮盖。雌花单生，双生或3~5朵簇生于一短总梗上，花萼和花冠同雄花，但花冠常比雄花花冠大；子房长圆形，纺锤形或卵形，稀为葫芦状，表面平滑或有鳞片状、瘤状突起；花柱3裂，柱头2裂，肾形；3心皮，侧膜胎座，胚珠多数，水平生。果实中等大，浆质，不开裂，表面平滑或具鳞片状、瘤状突起，有明显的纵棱或无，果实先端圆钝或具喙。种子多数，水平生，表面平滑或具瘤状突起，外被一层淡黄色肉质假种皮。花粉粒扁球形或近球形，网状纹饰，3沟，稀为3拟孔沟或3合沟（?）。染色体2n=18。

模式种（Type species）：赤瓟 **T. dubia** Bunge.

赤瓟属分种检索表

1. 雄花苞片扇形，撕裂或浅齿裂 ………………………………… 组1. 裂苞组 Sect. 1. *Fidobractea* A. M. Lu et Z. Y. Zhang
 2. 萼片全缘，宽0.6~3mm ……………………………………………………………… 1. **大苞赤瓟 T. cordifolia** (Bl.) Cogn.
 2. 萼片边缘齿裂或不规则浅裂，宽（3）4~11mm。
  3. 萼片宽（3）4~6，中部以上具1~3三角状齿裂…………… 2. **大萼赤瓟 T. grandisepala** A. M. Lu et Z. Y. Zhang
  3. 萼片宽达11mm，扇形，边缘不规则浅裂 ………………………… 3. **墨脱赤瓟 T. medogensis** A. M. Lu et J. Q. L
1. 雄花不具扇形，撕裂或齿裂的苞片 ……………………………………………………… 组2. 赤瓟组 Sect. 2. *Thladiantha*
 4. 子房和果实表面无鳞片状或瘤状突起 …………… 亚组1. 光果亚组 Subsect. 1. *Leiocarpae* A. M. Lu et Z. Y. Zhang.
  5. 雄花排成聚伞状圆锥花序、圆锥花序、总状花序或单生，但不密集在花序轴上部呈假头状花序。
   6. 植物体被较密的多细胞长刚毛，极稀近无毛。
    7. 单叶全缘、浅裂或深裂，或具3 ~5枚小叶的掌状复叶…………………… 4. **异叶赤瓟 T. hookeri** C. B. Clarke
    7. 单叶全缘，稀叶片不规则浅裂，但绝不为复叶。
     8. 卷须不分叉。
      9. 雄花单生或排成短的总状花序，雄花具叶状苞片 ……………………………………… 5. **赤瓟 T. dubia Bunge**
      9. 雄花不具苞片。
       10. 叶柄长不及1.5cm，叶片披针形或狭卵形 ……………………… 6. **短柄赤瓟 T. sessilifolia** Hand. -Mazz.
       10. 叶柄长2cm以上，叶片卵状心形 ………………………………………………… 7. **长毛赤瓟** T. villosula Cogn.
     8. 卷须二分叉。
      11. 雄花二型，即单生花和（2）3（5）朵花组成的总状花序同时腋生
      ……………………………………………………………………… 8. **山西赤瓟 T. dimorphantha** Hand. -Mazz.
      11. 雄花排成圆锥花序或为总状花序多花。

12. 植株茎、叶均被淡黄色多细胞长刚毛（极稀几无毛），叶基弯缺近闭合或闭合，果熟时橙红色 ………………………………………………………… 9. **南赤瓟 T. nudiflora** Hemsl. ex Forbes & Hemsl.

12. 植株茎、叶被灰白色多细胞长刚毛，叶基弯缺开放，果熟时黄白色。

13. 花萼裂片宽披针形或倒卵状长圆形，长10~15mm ………………………………………………………… 10. **长萼赤瓟 T. longisepala** A. M. Lu et Z. Y. Zhang

13. 花萼裂片三角状披针形，长不及10mm。

14. 子房和果实密被黄褐色刺状刚毛，种子长6.5~7mm，表面疏生不规则瘤状突起 ………………………………………………………… 11. **刚毛赤瓟 T. setispina** A. M. Lu et Z. Y. Zhang

14. 子房和果实表面被多细胞长刚毛，种子长4.5~5mm，表面无瘤状突起 ………………………………………………………… 12. **丽江赤瓟 T. lijiangensis** A. M. Lu et Z. Y. Zhang

6. 植物体疏被毛或几无毛。

15. 萼片1脉。

16. 叶片基部一对侧脉沿叶缘发出，萼片线形，长9mm以上 ………………… 13. **鄂赤瓟 T. oliveri** Cogn. ex Mottet

16. 叶片基部一对侧脉离叶缘发出，萼片三角状披针形，长4~5mm ……………… 14. **山地赤瓟 T. montana** Cogn.

15. 萼片3脉

17. 卷须不分叉，叶缘不分裂。

18. 叶片宽卵状心形，卷须纤细，雄花梗长1.2~2.5cm，果具长喙 …………… 15. **斑赤瓟 T. maculata** Cogn.

18. 叶片长卵状或长卵状披针形，卷须粗壮，雄花梗长0.5~1cm，果无喙 … 16. **台湾赤瓟 T. punctata** Hayata.

17. 卷须二分叉，叶缘不分裂或浅齿裂 ………………………………………………… 17. **齿叶赤瓟 T. dentata** Cogn.

5. 雄花在花序轴上部密集生而呈假头状花序。

19. 雄花萼片披针形，先端锐尖，1脉 ………………………………………………… 18. **头花赤瓟 T. capitata** Cogn.

19. 雄花萼片线形，先端舌形，钝圆，3脉 ………………………………………………… 19. **川赤瓟 T. davidii** Franch.

4. 子房和果实表面具鳞片状或瘤状突起 …………… 亚组2. 皱果亚组 Subsect. 2. *Verrucosae* A. M. Lu et Z. Y. Zhang.

20. 叶片卵状心形，果实表面具宽厚的鳞片状突起。

21. 子房和果实卵状球形，先端具长喙，基部鳞片长不及5mm，稍下沿，但不贴果梗. ………………………………………… 20. **云南赤瓟 T. pustulata** (Levl.) C. Jeffrey ex A. M. Lu et Z. Y. Zhang

21. 子房和果实卵状长圆柱形，先端无长喙，基部鳞片长达1cm，贴果梗下沿 ……… 21. **皱果赤瓟 T. henryi** Hemsl.

20. 叶片卵状披针形，长卵状三角形，子房和果实表现具瘤状突起 ………… 22. **长叶赤瓟 T. longifolia** Cogn. ex Oliv.

组1 裂苞组

Sect. 1. Fidobractea A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1~2): 66, 1981, et in Fl. Reip. Pop. Sin. 73: 134, 1986.

雄花序总状，亦可花单生，或单生花与总状花序同生于一叶腋。雄花具扇形、撕裂状或浅齿裂的苞片。萼片由狭披针形、宽1mm到扇形，宽达11mm；由全缘到边缘齿裂。果实长圆柱形到卵球形，外果皮具由薄而窄的鳞片状突起形成的纵、横棱。本组3种，我国均产，其中1种分布到印度东北部、尼泊尔、孟加拉、不丹、中南半岛、苏门答腊和爪哇。

模式种（Type species）: *T. cordifolia* (Bl.) Cogn.

（1）**大苞赤瓟**（中国植物志）

Thladiantha cordifolia (Bl.) Cogn. in Mono. Phan. 3: 424, 1881, et in Engler Pflanzenr. 66 (4. 275. 1): 51. 1916; Keraudren in Aubreville et Leroy, Fl. Cambodge Laos Vietnam 15: 29, 1975; C. Jeffrey, Cucurb. East. Asia 30. 1980; A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1~2): 68, 1981. Holotypus: Java, Blume

---

* ！号表示该模式标本已经检查。后同。

(L! *) ——*Luffa cordifolia* Bl. Bijdr. 929, 1826——*Thladiantha calcarata* C. B. Clarke, in Journ. Linn. Soc. 15: 126, 1876. Holotypus: Bangladesh, Sylhet, Gomex (K－W 6740A) ——*T. calcarata* C. B. Clarke var. *subglabra* Cogn. in DC. Mon. Phan. 3. 424, 1881. Holotypus: NW. Himalaya, Khasia, Hooker & Thomson——*T. calcarata* C. B. Clarke var. *tonkinensis* Cogn. in Engler Pflanzenr. 66. (4. 275. 1): 50, 1916. Syntypi: Tongking, Papier to Hanoi, Balansa, 4004, 4549——*T. cordifolia* (Bl.) Cogn. var. *tonkingensis* (Cogn.) A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1～2): 70, 1981, syn. nov. Holotypus: Guangxi, S. Q. Chen 12174 (PE!) ——*T. globicarpa* A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1～2): 70. t. 1. 1～9, 1981, syn. nov. Holotypus: Guantgxi, Damiaoshan, S. Q. Chen 1482 (PE!).

该种在萼片宽窄、叶片毛被以及果实的形状及大小上变化较大，曾被分作两个种。根据 A. Cogniaux (1916) 的描述，*T. cordifolia* 萼片宽 3～4 mm。而 *T. calcarata* 萼片宽仅 1～1. 5 mm。作者检查了 *T. cordifolia* 的模式标本，仅在一份雌花标本上还残存着萼片：狭披针形，长约 8 mm，宽约 1 mm。该标本与在云南屏边采得的标本（毛品一 0301）非常相似，故同意将它们合并，使用 *T. cordifolia* 这个名称。

根据叶背面毛被的疏密，曾在该种下发表了两个变种。野外观察发现，叶片幼时毛被是极密的，而后变疏。果熟时，在老的叶片背面，毛被仅沿叶脉分布且相当稀疏。作者认为叶背面毛被的疏密不宜作为划分变种的依据，故予以了归并。

T. globicarpa 和 *T. cordifolia* 的差别在于植物体叶片较小，叶背面毛较疏；雄花序轴短，仅 3～4 朵花；花萼裂片宽仅 0. 6 mm；果实小，球形或卵球形，种子三角状卵形。对上述性状的统计分析结果表明，仅仅雄花序的长度和果实的形状及大小可能作为划分上述两种植物的标准。遗憾的是少数标本在上述两个性状上又出现了交叉分布，即雄花序轴短，但雌株植物标本具长圆形的果实（禄春队 436, 084），雄花序轴长，但在同一个雌性植物居群中，既有球形或卵球形，直径不及 3cm 的成熟的果实，又有球形、卵球形和长圆形，直径大于 3cm 的果实（李建强 240, 241, KUN）。鉴于上述性状变化的连续性和性状的交叉分布，作者主张将 *T. globicarpa* 并入 *T. cordifolia*。

广布于我国南部和西南部以及印度东北部、尼泊尔、孟加拉、不丹、缅甸、泰国、越南、老挝、苏门答腊和爪哇。常生于海拔 500 ～2600m 的溪旁，疏树灌丛或路旁等湿润的生境中（图 8）。

云南：勐腊，王启无 80172 (PE, KUN)；蔡希陶 10932 (KUN)；李锡文 13366 (KUN)；李延辉 004841 (KUN)；裴盛基 10218, 10390 (KUN)。景洪，王启无 75668 (PE)；云南大学 1057 (KUN)；邱炳云 56741 (PE)。镇康，王启无 72522 (PE, KUN)。金平，中苏队 3101, 3123, 1367 (PE, KUN)；宣淑洁 0147 (KUN)。元阳，绿春队 1416 (PE, KUN)。绿春，绿春队 774 (PE, KUN), 436, 084 (KUN)。屏边，王启无 82705, 82501, 82260 (PE, KUN)；云南大学 1 (KUN)；毛品一 03901, 04000, 02141 (KUN)；蔡希陶 61337 (KUN), 62725 (PE), 61287, 60366 (PE, KUN)。河口，蔡克华 352 (PE, KUN)。临沧，辛景三 480 (PE)。孟连，孟连队 010191 (KUN)。景东，李鸣岗 2956, 3413 (KUN)；许朔桂 5096 (KUN)；邱炳云 53344 (PE, KUN)。沧源，李延辉 013369 (KUN)；碧江，碧江队 1228, 0159 (KUN)；林芹 00346 (KUN)；和志刚 0044 (KUN)；武素功 8562 (KUN)；怒江队 1965 (KUN)。贡山，王启无 67475 (PE)；林芹 791630, 790790, 790631 (KUN)；邓向福 791233 (KUN)；青藏队 7983 (KUN)；冯国楣 7046 (PE, KUN)。耿马，王启无 72910 (PE, KUN)。漾濞，中美队 8 (KUN)；青藏队 54 (KUN)。兰坪，横断山队 01097, 712 (PE)。腾冲，李生堂 577 (KUN)。双柏，黄蜀琼 091 (KUN)。峨山，李建强 82, 83, 240, 241 (KUN)。罗平，孙航 0546 (KUN)；李建强 249, 250, 255 (KUN)。富宁，文山队 201 (PE, KUN)；王守正 1036 (KUN)；王启无 89041 (PE, KUN)。文山，冯国楣 22486, 22539 (KUN)。砚山，王启无 84843 (PE, KUN)。西畴，李恒 182 (KUN)；王守正 555, 540 (K UN)。**广东**：乳源，粤 73－00562 (PE)；刘心祁 29104 (PE)。从化，邓良 8436 (PE, KUN)。始兴，邓良 7076 (PE, KUN)。英德，黄成 163395 (KUN)。阳山，邓良 243 (PE)。云浮，黄志 37017 (PE)。翁源，刘心祈 24500 (PE)。**海南**：黎区，Tsang & Fung18157 (PE)。白沙，刘心祈 26406

(PE)。**广西**：扶绥，陈少卿 12174 (PE)。大苗山，陈少卿 14824 (PE, KUN), 15940 (KUN)；陈德昭 718 (KUN)；吕清华 2428。大瑶山，吕清华 4485 (KUN)。巴马，李阴昆 01083 (KUN)。苍梧，钟树权 62695 (KUN)。田阳，陈照宙 54022 (KUN)。**贵州**：雷山，简作坡 51153 (PE, KUN)。兴仁，贵州队 8814 (PE)。望漠，贵州队 889(PE, KUN)。梵净山，朱太平 2091。凯里，黔南队 2343(KUN)。榕江，黔南队 3225 (KUN)。**湖南**：雪峰山，李幸棠 2690 (PE)。新宁，罗毅波 3195 (PE)。道县，谭沛祥 62782 (PE)。**四川**：北培，何铸 1321 (SZ)。金佛山，李建强 126, 127 (KUN)。**西藏**：墨脱，李勃生 05954, 05247 (PE)；科考队 1673 (PE)。

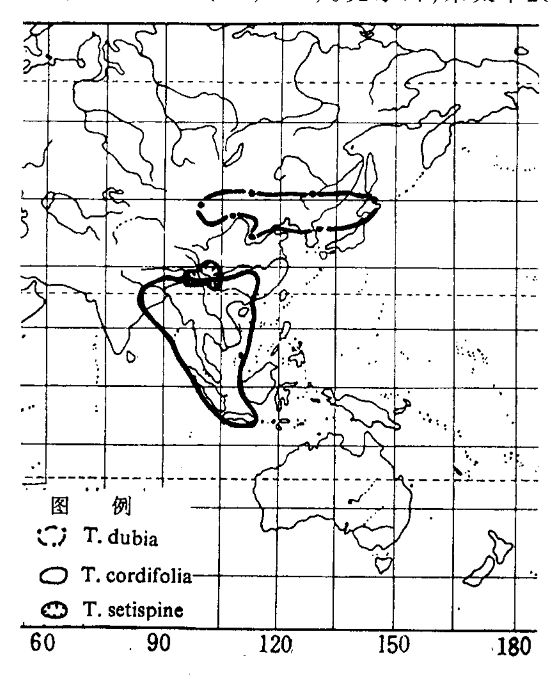


图 8 大苞赤瓟等 3 个种的分布

Fig. 8 Geographical distribution of *T. cordifolia* and other two *Thladianta* species

(2) **大萼赤瓟**（植物研究）

Thladiantha grandisepala A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. (1~2): 67. t. 1. f. 10~12, 1981. Holotypus: Yunnan, Lincang, T. T. Yu 17954 (KUN!).

本种与 *T. cordifolia* 近缘，区别在于该种萼片较宽，3~4 (6) mm，中部以上常具 1~3 个裂齿。

分布于云南南部和西南部。生海拔 600~2400 m 的河谷边，灌丛，栎林和路边湿润的生境中。

云南：临沧，俞德浚 17954 (PE, KUN)。景东，许塑桂 4924 (PE, KUN)；邱炳云 53385 (PE, KUN)；武全安 9440 (PE)。凤庆，俞德浚 16054 (KUN)。勐海，王启无 77327 (KUN)。沧源，李延辉 012403, 011842, 012270, 013369 (KUN)。澜沧，王启无 76851 (PE, KUN), 76775, 76535 (KUN)。

(3) **墨脱赤瓟**（云南植物研究）

Thladiantha medogensis A. M. Lu et J. Q. Li, in Act. Bot. Yunn. **14** (2): 133, 1992. Holotypus: Xizang, Medog, Qinghai-Xizang Exp. 74~4142 (KUN!).

产于西藏墨脱，海拔 1800m。**西藏**：墨脱，青藏队 74~4145 (PE, KUN).

组 2 赤瓟组

Sect. 2. **Thladiantha**

雄花序聚伞圆锥状，圆锥状，头状或总状，亦可花单生，稀可具叶状苞片；外果皮光滑、具厚的鳞片状突起或瘤状突起。分 2 亚组。

亚组 1 光果亚组

Subsect. 1. **Leiocarpae** A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1~2): 75, 1981.

子房和果实无鳞片状或瘤状突起。

17 种我国均产，其中 15 种为我国特有，1 种分布到日本和朝鲜，欧洲亦见栽培；1 种分布到不丹、印度东北部、缅甸、泰国和越南。

模式种 (Type species)：**赤瓟 T. dubia** Bunge.

(4) **异叶赤瓟**（中国植物志）

Thladiantha hookeri C. B. Clarke in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 2: 631, 1879; Cogn. in DC. Mon. Phan. 3: 425, 1881, et in Engl. Pflanzenr. 66 (4. 275. 1): 52, 1916. p. p.; Keraudren in Auberruille et Leroy, Fl.

Cambodge Laos Vietnam 15：32，1975；C. Jeffrey，Cucur. East. Asia 35. 1980；A. M. Lu et Z. Y. Zhang in Bull. Bot. Res. 1 (1～2)：79，1981. Syntypi：India，Assam，Khasia，Griffith 769，in K. D. 2553/1，Hooker & Thomson 1703，s. n. (K!) ——*Hemsleya trifoliolata* Cogn. in Fedde. Rep. Sp. Nov. 6：304，1909. Holotypus：China，Yunnan，Simao，Henry 12295 (Z) ——*Hemsleya tonkinensis* Cogn. in Bull. Herd. Baiss. 1：613，1893. Holotyus：Tongking，Balansa 4011 (B!) ——*Hemsleya yunnanensis* Cogn. in Engl. Pflanzenr. 66 (4. 275. 1)：27，1916. Holotypus：China Yunnan，mts of Mengzi，Henry 9057 (B，K! isotypus) ——*Thladiantha digitata* Levl. Cat. Pl. Yunnan：65，1916. Holotypus：China，Yunnan，Qiao Jia，Maire (E) ——*T. heptadactyla* Cogn. in Engl. Pflanzenr. 66 (4. 275. 1)：52，1916；Ico. Corm. Sin. 4. 355. f. 6123，1975. Holotypus：China，Yunnan，near Lankong，Delavay (P) ——*T. hookeri* C. B. Clarke var. *heptadactyla* (Cogn.) A. M. Lu et Z. Y. Zhang，in Bull. Bot. Res. 1 (1－2)：81，1981，syn. nov. ——*T. pentadactyla* Cogn. in Engl. Pflanzenr. 66 (4. 275. 1.)：52. 1916；Ico. Corm. sin. 4. 354. f. 6122，1975. Holotypus：China，Yunnan，Simao，Henry 12295D (B) ——*T. hookeri* C. B. Clarke var. *pentadactyla* (Cogn.) A. M. Lu et Z. Y. Zhang，in Bull. Bot. Res. 1 (1～2)：80，1981，syn. nov. ——*T. hookeri* C. B. Clarke var. *palmatifolia* Chakr. in Not. Edinb. 22. no. 48：122，1948；A. M. Lu et Z. Y. Zhang，in Bull. Bot. Res. 1 (1～2)：1981——*T. trifoliolata* (Cogn.) Merr. in Sunyatsenia 3：261，1937——*T. hookeri* C. B. Clarke var. *palmatifolia* Chakr. f. *trifoliana* (Cogn.) Chakr. in Journ. Arn. Arb. 21：386，1940. Holotypus：Vietnam，Chapa，Petelot 2194 (GH).

本种具异形叶，雄花序类型多样，有时在同一株植物体上可以看到叶或花序类型的多样性。

异名中的 *Hemsleya yunnanensis* Cogn.，C. Jeffrey (1980) 认为可能是赤瓟属的植物，如组合到赤瓟属，则应给予新名称。作者检查了 *H. yunnanensis* 的模式标本，认为它实际上是异叶赤瓟中的单叶类型。

对 Merrill 关于 *T. indochinensis* 的原始描述进行分析，从植株叶片和花序类型，尤其是卷须不分支这一点上，可以排除它是南赤瓟。该种与长毛赤瓟的区别在于前者雄花序轴长，多花，花瓣上具颗粒状腺体以及在毛被上存在差异。况且，长毛赤瓟并没有分布到云南的南部（即与 *T. indochinensis* 的模式产地越南相邻的地区）。作者认为 Merrill 描述的 *T. indochinensis* 可能是异叶赤瓟中的单叶类型，这种类型在云南西双版纳（中美队 0235）和蒙自（Henry 9057）也曾见到。

分布于西藏、云南、贵州、四川、湖北西部、广东以及印度东北部、中南半岛、不丹、泰国和缅甸（图 9）。生于海拔 600～2900 m 的林下和林缘、溪流旁等湿润的生境中。

云南：金平，中苏队 3109 (PE)，1388 (KUN)。景洪，王启无 78089 (PE，KUN)，陶国达 16895，16871，16150，16018 (YNTBI)。勐腊，陶德定 87243 (KUN)；中美队 0235 (KUN)；李延辉 3364 (KUN)；乐开礼 752，365 (KUN)。勐海，王启无 74880 (PE，KUN)，76236 (PE)，76073 (KUN)；李建强 65 (KUN)；李延辉 3608 (KUN)。凤庆，俞德浚 16445 (PE)。孟连，孟连队 9821 (KUN)。江城，李延辉 3364 (KUN)。河口，刘伟心 562，478 (KUN)。蒙自，胡月美 580556 (KUN)。屏边，毛品一 02260 (KUN)；王启无 82369 (KUN)。元阳，绿春队 1530 (KUN)。文山，冯国楣 22394，22385 (KUN)，11099 (PE)。景东，武全安 9396 (KUN)；许塑桂 4758 (KUN)。马关，武全安 8455 (KUN)。昆明，刘慎谔 13905，13911，13912 (PE)；邱炳云 54691，50476，51907 (KUN)；联大 10469 (KUN)；李建强 1，2，3，4，6，7 (KUN)；毛品一 35 (PE，KUN)；汪发瓒 2167 (KUN)。嵩明，邱炳云 55023，55031 (KUN)；李建强 14 (KUN)。武定，中英队 650 (KUN)。富民，邱炳云 59139，59039 (KUN)。双柏，尹文清 621 (KUN)。临沧，曾志 7406 (KUN)。剑川，无采集人 222 (KUN)。腾冲，武素功 6847，8018，7153 (KUN)。漾濞，秦仁昌 22599 (KUN)。丽江，和文礼 20335 (KUN)；王文采 259 (KUN)。大理，刘慎谔 13572，20616 (KUN)。鹤庆，冯国楣 818 (KUN)。德钦，冯国楣 6068 (PE，KUN)。维西，冯国楣 4509 (KUN)；王启无 68162 (KUN)。碧江，碧江队 760 (KUN)。贡山，怒江队 0149，(KUN)。兰坪，横断山队 01064 (PE)。泸水，横断山队 199 (PE)。**广东：**乳源，粤 7300338 (PE)。**贵州：**威宁，毕节队 156 (PE)。望谟，贵州队 999 (PE)。兴仁县，

党成忠 111 (PE)。**四川**：会东，武素功 1867 (KUN)。会理，赵清盛 5738 (CDBI)。金佛山，李建强 37 (KUN)；金佛山队 1742 (PE)。石柱，陈尧 2870 (CDBI)。德昌，李建强 160 (KUN)；西师 12138 (PE, CDBI)。峨嵋山，李建强 98, 99 (KUN)。美姑，无采集人 13583A, 13583B (PE, CDBI)。**西藏**：察隅，吴征镒 5467 (KUN)。墨脱，程树志 01408 (PE)。湖北：宣恩，李洪均 4286 (PE, SZ), 5457 (PE)。五峰，李建强 38 (EU)。

(5) **赤瓟**（中国植物志）

Thladiantha dubia Bunge, Enum. Pl. China Bor.: 29, 1833; Cogn. in DC. Mon. Phan. 3: 422, 1881, et in Engl., Pflanzenr. 66 (4. 275. 1): 42, 1916; A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1~2): 77, 1981. Holotypus: China, near Beijing, Bunge (LE).

赤瓟源于北京方言，一般常写为赤雹，又称王瓜（吴其浚，1957 版）。该种果实和根状茎入药，果实能理气、活血、祛痰和利湿，根状茎有活血去瘀、清热解毒、通乳之效。

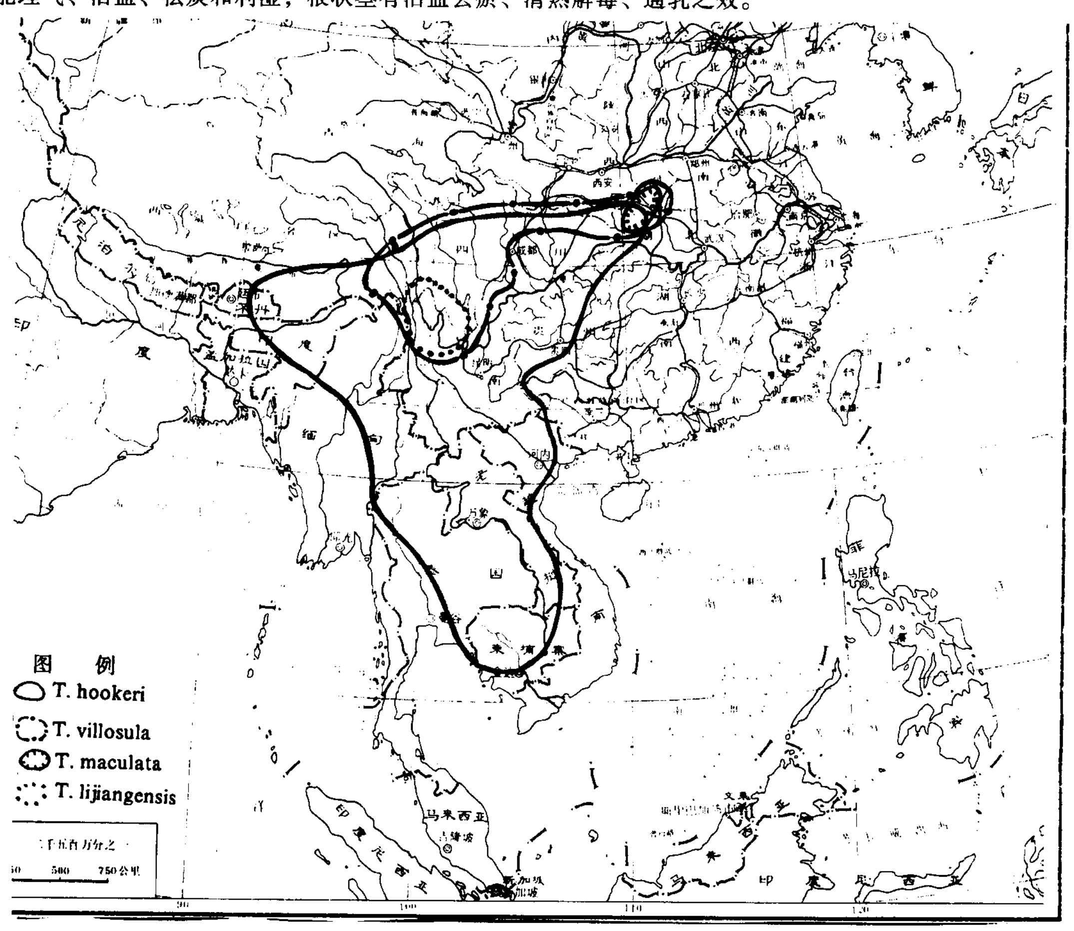


图9 异叶赤瓟等4个种的分布

Fig. 9 Geographical distribution of *T. hookeri* and other three *Thladiantha* apecies

分布于我国秦岭和秦岭以北的广大地区以及朝鲜和日本（图 8）；欧洲也见栽培。生于海拔 (300) 400 ~2000 m 的山坡、河谷及田边、屋旁。

山西：离石，刘心源 21229（PE）；黄河二队 1648（PE）。交城，刘心源 21405（PE）。永和，无采集人 0299（PE）。夏县，刘天慰 690（PE）。中阳，中阳队 305（PE）；黄河队 2064（PE）。**陕西**：志丹，陕甘队 10780（PE）。铜川，肖崇礼 421（PE）。黄龙山，付坤俊 3094（PE）。**河北**：北京，王作宾 323（PE）；刘慎谔 7354，7355（PE）；H. W. Kung171（PE）；周刘 151（PE，KUN）。百花山，T. F. King344（PE）。兴隆，标本室 2227（PE）。内邱，刘心源 673（PE）。小五台山，无采集人 61632（PE）。易县，河北农大 3328（PE）。涞源，河北农大 3700（PE）。阜平，刘继孟 3234（PE）。大海陀，无采集人 7646（PE）。蔚县，无采集人 74136（PE）。承德，刘慎谔 5027（PE）。宛平，杨朝广 1037（PE，KUN）。宁夏：银川，宁夏药检所 179（PE）；何叶琪 7407（PE）。泾源，无采集人 0128（PE）。甘肃：兰州，何叶琪 5437（PE）。榆中，何叶琪 7407（PE）。夏河，王作宾 5917（PE）。平凉，王作宾 13376（PE）。**辽宁**：千山，王薇 457（PE）。安东，王薇 1273（PE）。吉林：龙潭山，马毓泉 10140（PE）。通化，中德队 417（PE）。黑龙江：哈尔滨，王光正 33（PE）。

（6）短柄赤瓟（中国植物志）

Thladiantha sessilifolia Hand. - Mazz., Symb. Sin. 8: 1061, 1936; A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1~2): 76, 1981. Holotypus: China, Sichuan, SW. above Lumapu, between Pingchuan and Yalong Jiang, Handel - Mazzetti 2064 (W!).

四川西南部特有种。生于海拔 1800~2300m 的山坡灌丛或沟边湿润的生境中。

四川：普格，川经队 5566（PE）。德昌，武素功 827（PE，KUN）；赵清盛 5007（CDBI）；李建强 165（KUN）。西昌，赵清盛 5007（CDBI）。会东，李世大 1337（SZ）。米易，陈善墉 10333，10955（SZ）。渡口，青藏队 11383（PE）。

（7）长毛赤瓟（中国植物志）

Thladiantha villosula Cogn. in Engl., Pflanzenr. 66 (4. 275. 1): 44, 1916; A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1~2): 78, 1981. Lectotypus: China, Hubei, Badong, Henry 6144 (K!) ——*T. villosula* Cogn. var. *nigrita* A. M. Lu et Z. Y. Zhang, l. c. 78, 1981. Holotypus: Yunnan, Zhongdian, K. M. Feng 3439 (PE!).

本种分布较广，且与 *T. lijiangensis* 和 *T. maculata* 的分布区在水平方向上彼此重叠，更确切地说是后两种植物位于本种的分布区内。在云南丽江玉龙雪山，可以看到本种分布在海拔 2700 m 的玉峰寺寺庙旁，而 *T. lijiangensis* 则分布在海拔 2900~3000 m 的黑白水林场附近。前者雄花序总状，卷须单一，叶背面疏被长柔毛；而后者雄花序圆锥状，卷须二分叉，叶背面被极密的长柔毛。它们可能是适应不同海拔高度下的特殊生境而分化出的一对地理替代种。本种和 *T. maculata* 的主要区别在于：后者植物体更纤细，毛被短而疏，子房和果实具长喙，种子先端渐狭。

分布于云南、西藏、四川、湖北西部、陕西南部、甘肃南部和河南南部（图 9）。生于海拔 950~3000 m 的林下、林缘、沟边和路旁等湿润的生境中。

云南：维西，王启无 64102（PE），63576（PE，KUN）；杨竞生 7073（PE，KUN）。德钦，王启无 70216（PE，KUN）。中甸，冯国楣 3429（KUN）；吴征镒 4157（KUN）；李建强 192（KUN）；俞德浚 11450（KUN）；青藏队 402，442，781（PE）。丽江，张敖罗 100840（KUN）；李建强 191（KUN）。石鼓，无采集人 9693（PE，KUN）。洱源，邱炳云 60935（CDBI）。兰坪，蔡希陶 54013（PE，KUN）。禄劝，毛品一 01253（PE，KUN）。云龙，李文华 257（PE）。**四川**：普格，无采集人 4514（PE）。大金，李馨 75920，75539（PE）；朱官政 5686（PE）。黑水，李馨 73287（PE）。九龙，应俊生 3684（PE）。西康，王启无 65545，66347（PE，KUN）。茂理，何铸 14272（PE）。理县，李馨 46737（PE）；何狄平 46847（PE）；胡文光 1133（PE）；陈善墉 5323（PE）。稻城，稻城队 2291（PE，KUN）。平武，蒋兴鹿 10652（SZ）。定，采集人不详 115339（SZ）。木里，吕发强 7781（SZ）；姚淦 633（CDBI）。石柱，王文华 3258（SZ）。城口，戴天伦 100838（SZ）。黔江，

赵佐成 1728 (PE)。武隆，溥发鼎 0274，0289 (PE)。**西藏：**察隅，倪志诚 0314，0188 (PE)；吴征镒 5523 (KUN)。波密，张永田 471 (PE)。**湖北：**竹溪，李培元 9435 (PE)。河南：嵩县，河南队 20653 (PE)。西峡，河南队 1548 (PE)。卢氏，刘继孟 4532 (PE)。灵宝，付亮秋 86 (PE)。**陕西：**山阳，王作宾 16461 (PE)。商县，王作宾 15399 (PE)。周至，张襄明 119 (PE)。**甘肃：**天水，张珍万 45 (PE)；李全喜 540 (PE)。西固，王作宾 15321 (KUN)。

(8) **山西赤瓟**（中国植物志）

Thladiantha dimorphantha Hand. - Mazz., in Oestr. Bot. Zeitschr. 83 (3): 235, 1935; A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1～2): 83, 1981. Holotypus: China, S. Shanxi, Sunn Nan Tchen, Licent 2233 (W! K! isotypus).

Handel - Mazzetti (1935) 以采自山西南部沁南镇的一份具雄花的标本为模式发表了本种，其主要特征是具有两型花，即单生花和总状花序同生于一叶腋。尽管这种类型的花序在赤瓟属较为常见，但本种的总状花序的花序梗极短，雄花 2～3 朵近于聚生在一总梗上而与其它种的两型花序可以区别。从形态和地理分布上看，本种的近缘种应该是 *T. dubia*。除雄花序不同外，其它性状都很相似。由于标本太少，又缺少野外调查，本文暂不作新的分类学处理。

分布于山西南部和陕西东部。生于海拔 1800～2400 m 的河边、山沟和路旁。

山西：垣曲，包世英 2128，675 (PE)。陕西：华山，刘慎谔 10630 (PE, KUN)；王作宾 19723 (PE, KUN)。

(9) **南赤瓟**（中国植物志）

Thladiantha nudiflora Hemsl. ex Forbes et Hemsl. in Journ. Linn. Soc. Bot. 23: 316, f. 8, 1887; Cogn. in Engl., Pflanzenr. 66 (4. 275. 1): 45, 1916; A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1～2): 84, 1981. Syntypi: China, Hubei, Yichang, Henry 3253, 2937, Liantuo (Nanto), Henry 2208, 2937A, 2005 (K!) ——*T. formosana* Hayata in Journ. Coll. Sc. Tokyo. 25, art. 19: 100, 1908. Holotypus: China, Taiwan, Yushan, Nakahara (TI) ——*T. harmsii* Cogn. in Engl. Pflanzenr. 66 (4. 275. 1): 45, 1916. Syntypi: China, Sichuan, Nanchuan, von Rosthorn 1662 (B, O, isotypus); Hubei, Jiangshi, Wilson 907 (K!, isosyntypus) ——*T. nudiflora* Hemsl. var. *macrocarpa* Z. Zhang, in Bull. Bot. Res. 9 (4): 45, 1989. Holotypus: China, Anhui, Jinzhai, Z. Zhang 080 (AAUB) ——*T. nudiflora* Hemsl. var. *membranacea* Z. Zhang, l. c. Holotypus: China, Anhui, Huoshan, Z. Zhang 003 (AAUB).

分变种检索表

1. 雄花无苞片 ………………………………………… 9a. var. *nudiflora*
1. 雄花具叶状苞片 ………………………………………… 9b. var. *bracteata*

本变种与原变种的主要区别在于总状花序疏生 10～15 朵雄花，每朵花具一枚苞片。由于仅有一份标本，它可能是一种异常的突变体。

(9*a*) **南赤瓟**（原变种）

var. *nudiflora*

原变种分布广，形态变异幅度较大。以叶背面毛被为例，绝大多数标本叶背面密被多细胞长柔毛，但产于四川西部的标本叶背面疏被毛或几无毛；果实形状有卵形和长圆形两类；花的大小也有两类，如在四川金佛山洋芋坪，其雄花花瓣长 12～14 mm，(李建强 129，KUN)，但在金佛山彪水岩曾见到雄花开放时花瓣长仅 6 mm (李建强 123，KUN)，较萼片短。

分布于四川、贵州、湖南、湖北、陕西、甘肃、河南、安徽、江苏、浙江、江西、广东和台湾（图10）。生于海拔 220～2300 m 的林缘、山坡灌丛或沟边等湿润的生境中。

四川：峨嵋山，陈善墉 4124 (SZ)；关克俭 1505 (PE, CDBI)；方文培 3110，15287 (PE)；李建强 227

(KUN)；刘慎谔 939 (PE)。灌县，胡琳贞 21304 (SZ)；方文培 2044 (PE)。巫山，周洪富 109706，109735，110385 (SZ)；杨光辉 59820 (PE，CDBI，SZ)。奉节，周洪富 109294 (PE，SZ)，26877 (KUN)。金佛山，李国风 64084 (PE，KUN，SZ)，64239 (PE，KUN，CD BI)；李建强 123，129 (KUN)。城口，戴天伦 101458 (PE，CDBI)，107175 (KUN，CDBI)。美姑，植被组 13053，104035 (PE，CDBI)。汶川，戴天伦 8918 (PE，CDBI)。石柱，陈尧 3050 (CDBI)。北川，唐昌林 067 (CDBI)。武隆，王文华 3741 (CDBI)。天全，蒋兴麐 35057 (PE，CDBI)；李彩祺 3556 (KUN，CDBI)。四川东北部，曲桂龄 2091 (CDBI)。宝兴，宋滋圃 39420 (CDBI)；裴 743 (PE)。平武，川大 10652 (PE)。洪化，无采集人 1400 (PE，KUN)。合川，杜大华 5283 (PE)。康定，董治平 1607 (KUN)。**贵州**：大方，毕节队 1007 (PE，KUN)。赫章，禹平华 1392 (PE，KUN)。德江，朱太平 1793 (PE，KUN)。息峰，林开中 77205 (PE)。铜仁，武陵山队 1513 (PE)。施秉，武陵山队 3577 (PE)。**湖南**：新宁，刘林翰 15437 (PE，KUN)。慈利，湘西队 1090，253 (PE)。产子坪，湖南队 0287 (PE)。武岗，刘林翰 16171 (PE，KUN)。衡山，无采集人 3980 (PE)；关克俭 00168 (PE)。凤凰武陵山 队 1287 (PE)。永顺，北京队 000241，001284 (PE)。**湖北**：竹溪，李培元 11133，9874 (KUN)。神农架，中美队 637，794，1477 (KUN)；周董 76103 (PE)；神农架队 11250，11364，2156 6，21693 (PE)。利川，戴伦膺 1122 (PE)。建始，戴伦膺 1444 (PE)。巴东，陈权龙 1774 (PE)。房县，刘继孟 9080 (PE)。**陕西**：太白山，Liou & Tsoong 1761 (KUN)；采种队 282 (PE，KUN)；罗生祥 35 (PE，KUN)；王作宾 13016 (PE)；汪发瓒 323 (PE)。长安，无采集人 120 (PE)。勉县，付坤俊 3864 (KUN)。紫阳，李培元 7343 (KUN)，6238，4860 (PE)。安康，李培元 7966，7760 (KUN)。眉县，张襄明 787 (KUN)。石紫河，镇 274 (KUN)。洋县，杨金祥 2103，3059 (PE)。华山，K. S. Hao 4050 (PE)。略阳，付坤俊 5648 (PE)。宁陕，郭本兆 976 (PE)。甘肃：文县，何叶琪 00959 (PE)；杨金祥 3369 (PE)。成县，王作宾 15063 (PE)。薇县，张志英 384，925 (KUN)。河南：伏牛山，河南林业厅 732 (PE)。鸡公山，张祥卿 20065 (PE)；无采集人 075 (PE)。信阳，关 285 (PE)。豫东，无采集人 03249 (PE)。西峡，河南队 1055 (PE)。新县，新乡师院 8067 (PE)。商城，植物资源队 0459 (PE)。**安徽**：金寨，华东站 0541，0305 (PE)。霍山，华东站 6675，6690 (KUN)。黄山，周许 122 (PE)；关克俭 75110 (PE)；刘慎谔 2401 (PE)。**江苏**：南京，C. Y. Tso 1190 (PE)；C. N. Chen 8631 (PE)；陈斌全 359 (PE)。淮安，无采集人 2198 (PE)。杨州，华东站 2771 (PE，KUN)。宝华山，陈守良 106 (PE)。漂阳 ，刘方勋 2650 (KUN)。**浙江**：杭州，贺贤育 27481，0510 (PE)；关克俭 1385 (PE)。谅安，贺贤育 30168 (PE)。天目山，贺贤育 25386 (PE)；刘慎谔 10 9 (PE)；关克俭 75432 (PE)。建德，无采集人 29359 (PE)；五云山，无采集人 1642 (PE)。**江西**：庐山，程万 199 (PE)。**广东**：阳山 T. M. Tsui 512 (PE)。

(9b) 西固赤瓟（变种）

var. **bracteata** A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1～2)：84，1981. Holotypus：China，Gansu，Xigu，T. P. Wang 14271 (PE!).

特产于甘肃，西固（图 10)，海拔 1800m。

(10) 长萼赤瓟（植物研究）

Thladiantha longisepala C. Y. Wu ex A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1～2)：86. t. 2. f. 8～9，1981. Holotypus：China，Yunnan，Deqing，K. M. Feng 5581 (PE!).

特产于云南。生于海拔 2500～3500 m 的山谷旁和丛林中。

本种萼片长达 15 mm，宽 3～4 mm，易与其它种区别。

云南：鹤庆，秦仁昌 24390 (PE，KUN)。德钦，冯国楣 5912，5035，5581 (PE，KUN)。维西，冯国楣 4843 (PE，KUN)；王启无 63877 (PE，KUN)。

(11) 刚毛赤瓟（植物研究）**Thladiantha setispina** A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1～2)：87. t. 3. f. 1～6，1981. Holotypus：China，Sichuan，Kangding，W. K. Hu et C. He 10688 (PE!).

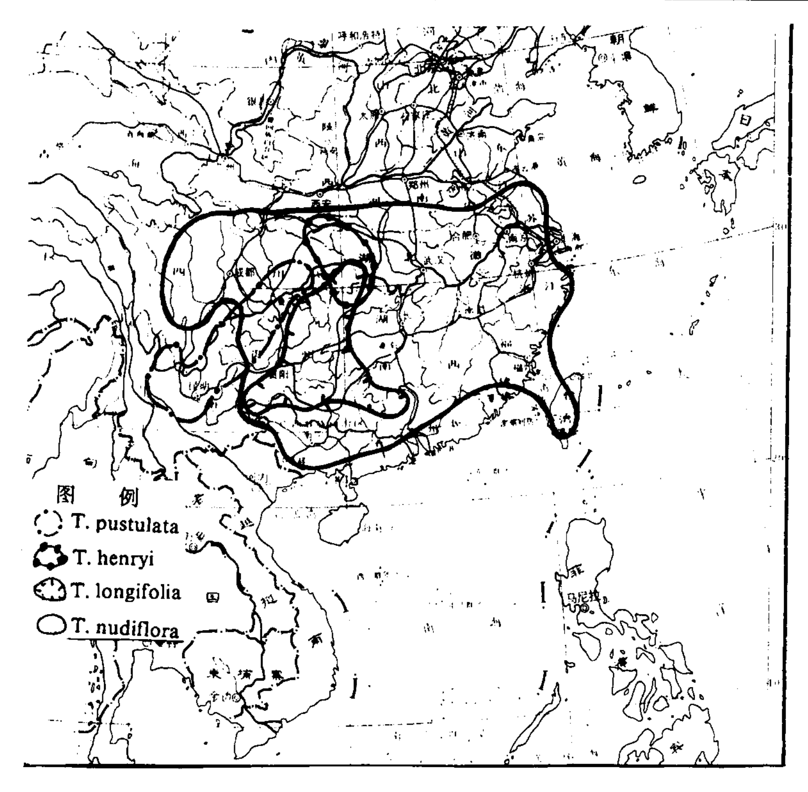


图 10 云南赤瓟等 4 个种的分布

Fig. 10 Geographical distribution of *T. pustulata* and other three Thladiantha species

本种与丽江赤瓟相近，区别在于其萼片较小，长 5～6 mm，宽约 2. 5 mm；子房和果实表面具基部膨大的刺状刚毛，种子表面具不规则状、稀疏的疣状突起。

分布于四川西部、西南部及西藏东南部（图 8）。生于海拔 2000～3000 m 的山 坡、路旁、灌丛中、林缘及沟谷旁。

四川：冕宁，朱水洁 20361（PE）。盐源，姜恕 5940（KUN）；青藏队 12820（KUN）。会东，武素功 1163（PE，KUN）。美姑，川经队 1937（PE，KUN）。泸定，胡文光 37836（SZ）。康定，胡文光 10688，36395，11031（PE，SZ）；采集人不详 115573，115464，1144554（SZ）；刘培蔼 113675（SZ）；蒋兴鹿 35922（PE，SZ）；何铸 10462（SZ）；关克俭 1236，1237，513（PE）；董治平 763（PE）。小金，川农 6626，6650（CDBI）；张秀实 6803（PE，SZ）。德昌，西师 11850（PE，CDBI）。西昌，赵清盛 4925（CDBI）。越西，川经队 3668（PE）。九龙，陈伟烈 6467（PE）。**西藏**：波密，李勃生 6511，6790（PE）；青藏队 1512（PE，KUN）。林芝，青藏补点队 751166A，751166B（PE，KUN）。墨脱，李勃生 01105，01453（PE）；青藏队 1670（PE，KUN）。

（12）**丽江赤瓟**（植物研究）

Thladiantha lijiangensis A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1～2): 88. t. 2. f. 1～7, 1981. Holotypus: China, Yunnan, Lijiang, T. T. Yu 15485 (PE!) ——*T. cinerascens* C. Y. Wu ex A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1～2): 90. t. 3. f. 7～11, 1981, syn. nov. Holotypus: China, Yun-

nan, Zhongdian, T. T. Yu 11275 (PE!) ——*T. henryi* Cogn. var. *subtomentosa* Hand. - Mazz., Symb. Sin. 7: 1061. Holotypus: China, SW, Sichuan, half - way between Yanyuanand Yongning, Handel - Mazzetti 2932 (W) ——*T. lijiangensis* var. *latisepala* A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1~2): 90, 1981, syn. nov. Holotypus: China, Muli, T. T. Yu 5584 (PE!).

曾认为灰赤瓟 *T. cinerascens* 萼片具3脉而与丽江赤瓟萼片具1脉可以区别。经核实 *T. lijiangensis* 的萼片也具3脉，且二者在花粉形态和种子形态上也很相似，故予以归并。

产于云南西北部和四川西南部（图9）。生于海拔 2200~3400 m 的河谷边、林缘、松栎林下和路旁等湿润的生境中。

云南：丽江，俞德浚 15485 (PE)；王启无 70734 (PE)；冯国楣 9272 (PE)；赵锡亮 30275，20693 (PE)；秦仁昌 21578 (PE)；中英队 420. 607 (KUN)；张敖罗 100484，100495 (KUN)；吕正伟 289 (KUN)；李建强 182，183 (KUN)；陈宗莲 87589 (KUN)；赵重蕴 21578 (PE)。中甸，青藏队 799，485 (PE)；俞德浚 11608 (KUN)，11275 (PE)；中甸队 2374，2327 (KUN)。德钦，吕正伟 433 (KUN)；俞德浚 8400 (PE, KUN)；青藏队 11796 (PE, KUN)，2196，2331 (PE)。鹤庆，秦仁昌 23394 (PE, KUN)。**四川**：木里，俞德浚 5548 (PE, KUN)，14152 (KUN)，5794 (PE, KUN)；无采集人 162 (KUN)。

(13) **鄂赤瓟**（中国植物志）

Thladiantha oliveri Cogn. ex Mottet, Rev. Hort. 1903: 473, fig. 194, 1903; C. Jeffrey, Cucurb. East. Asia 32, 1980; A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1~2): 83, 1981. Holotypus: Mottet (BR!) —— *T. glabra* Cogn. in Engl. Phlanzenr. 66 (4. 275. 1): 48, 1916; Ico. Corm. Sin. 4: 352. f. 6118, 1975. Syntypi: China, Sichuan, Wushan, Henry 5893, 5893A (K!), Nanchuan, vonRosthorn 1663, 1669 (O!).

分布于甘肃南部、湖北西部、四川东部和南部。生于海拔 650~2600 m 的山坡、路旁、灌丛中和沟谷旁等湿润的生境中。

四川：南江，方金玉 2821 (SZ)。会东，武素功 1163 (SZ)。峨边，赵子孝 50 (SZ)；W. C. Cheng6029 (SZ)。城口，戴天伦 105340，105160 (SZ)。金佛山，熊济华 95129 (SZ)；植物地理队 16 (CDBI)。奉节，周洪富 108519 (SZ)。金阳，川经队 3271 (SZ)。石柱，陈尧 2418 (CDBI)；王文华 1468，1365 (CDBI)。德昌，赵清盛 5236 (CDBI)。天全，彭定一 46483，45879 (CDBI)。米易，彭定一 883 (CDBI)。屏山，川大 110168 (SZ)。平武，蒋兴鹿 10415 (PE)。美姑，川经队 1743，4287 (KUN)。万源，李本良 2041 (KUN)。**湖北**：恩施，方明渊 24343 (PE, KUN)。巴东，王作宾 11110 (PE)。宣恩，王映明 4254 (PE)。**陕西**：镇巴，付坤俊 11683 (KUN)。佛坪，付坤俊 4508 (KUN)；郭本兆 1444 (PE, KUN)。榍县，付坤俊 4401 (PE, KUN)。太白山，Liou & Tsoong 25 (KUN)。略阳，唐昌林 403 (PE, KUN)。镇坪，乔英林 01235 (KUN)。沔县，付坤俊 5589 (PE, KUN)。**甘肃**：文县，王作宾 19096 (PE, KUN)。康县，何业祺 433 (PE, KUN)。天水，W. Y. Hsia 5260 (PE)。徽县，王作宾 15092 (PE)；王庆瑞 11417 (PE)。成县，王作宾 14981 (PE)。

(14) **山地赤瓟**（中国植物志）

Thladiantha montana Cogn. in Engl., Pflanzenr. 66 (4. 275. 1): 48, 1916; C. Jeffrey, Cucurb. East. Asia 31, 1980, P. P.; A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1~2): 81, 1981. Holotypus: China, Yunnan, Hoang - Li - ping, near Ta - pin - tze (NE. of Erhai). Delavay 2010 (P).

特产于云南西部。生于海拔 1600~3200m 的沟谷边、路旁灌丛或杂木林中。

云南：贡山，冯国楣 8157，7352，6971 (PE, KUN)；俞德浚 19120，22698 (PE, KUN)；王启无 66736 (PE)，67461 (PE, KUN)；南水北调队 9233 (PE)；青藏队 7434，7436，7636，8218 (PE)；韩裕丰 551 (PE)；怒江队 790170 (PE, KUN)。维西，冯国楣 8794 (PE)；横断山队 01608 (PE)。碧江，怒江队 0395，0422，(PE, KUN)；碧江队 687 (PE, KUN)。福贡，青藏队 7234 (PE, KUN)。

（15）**斑赤瓟**（中国植物志）

Thladiantha maculata Cogn. in Engl., Pflanzenr. 66 (4. 275. 1): 48, 1916; A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1~2): 79, 1981. Syntypi: China, Hubei, Xingshan, Henry 6465, 6465B (K!).

分布于湖北西部和河南（图9）。生于海拔570~1900m的沟谷边，山坡路旁和岩石缝中。

湖北：神农架，神农架队22967，11051，11161，82490（PE）；中美队1323（PE）。河南：卢氏，刘继孟4847（PE）。伊阳，普查标本23635，22672（PE）。豫东，普查标本03145（PE）。嵩县，河南队1906（PE）。

（16）**台湾赤瓟**（中国植物志）

Thladiantha punctata Hayata in Journ. Coll. Sc. Tokyo 30 (1) : 119, 1911; Cogn. in Engl., Pflanzenr. 66 (4. 275. 1): 44, 1916; A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1~2): 77, 1981. Holotypus: China, Taiwan, Shintiku Goshizan, Kawakami 1303 (TI!) —T. longifolia auct. non Cogn. ex Oliv.: Ico. Corm. Sin. 4: 351. f. 6116, 1975, P. P., quaod distrib. Zhejiang.

本种在叶形上与 *T. longifolia* 十分相似，但前者雄花序梗长4~8cm，雄花有的具苞片，果实表面无突起物；后者雄花序梗长2~2.5cm，雄花无苞片，果实表面具瘤状突起物可以区别。

分布于安徽、浙江、江西、福建和台湾。生于海拔500~1300m的山坡路旁、灌丛中和沟边林下等湿润的生境中。

安徽：黄山，关克俭79192（PE）；钟补求3211（PE）。**浙江：**天目山，邓黄4307（PE）。昌化，邓黄4408，4762（PE）；贺贤育23485（PE）。瑞安，章绍尧5488（PE）。开化，普查队2615 7（PE）。淳安，普查队27413（PE）。庆元，章绍尧3409（PE）。乐清，章绍尧5358（KUN）。龙泉，章绍尧5089（KUN）。**江西：**西湖，李启和00907（PE）。婺源，李启和929（PE）。井岗山，赖书坤4400（PE，KUN）。安福，岳俊山3635（PE）。**福建：**顺昌，李明生5785（PE）。南平，何国生937（PE）。三元，林英215（PE）。崇安，无采集人876（PE）。建宁，李振宇10953（PE）。**台湾：**新竹，川上泷弥1303（TI）。

（17）**齿叶赤瓟**（植物研究）

Thladiantha dentata Cogn. in Engl. Pflanzenr. 66 (4. 275. 1): 44, 1916; A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1 (1~2): 82, 1981. Lectotypus: China, Hubei, N. Badong, Henry7010 (K!) ——*T. montana* auct. non Cogn.: C. Jeffrey, Cucurb. East. Asia 31, 1980, p. p. quaod. Pl. Sichuan et Hubei. ——*T. oliveri* auct. non Cogn. ex Mottet: Cogn. in Engl., Pflanzenr. 66 (4. 275. 1) : 45, 1916, p. p. , quoad. Henry5377A, 7014, excl. Henry 5867; Ico. Corm. Sin. 4: 353. f. 6120, 1975.

C. Jeffrey (1980) 曾将本种作为台湾赤瓟的异名，然而二者具明显的区别。前者卷须二分叉，叶卵状心形，边缘具齿，叶基部一对侧脉离开弯缺向外展开；后者卷须不分叉，叶狭卵状心形，基部一对侧脉沿弯缺边缘向外展开。本种与 *T. montana* 相似，区别在于前者萼片长圆状披针形，长约5 mm，宽约1.5 mm，明显具3脉，种子长7~7.3 mm，宽3.3~4 mm；后者萼片三角状披针形，长4 mm，宽1 mm，1脉（稀为3脉），种子长5.8~6 mm，宽2.9~3 mm。

分布于湖北西部、四川、湖南、贵州和云南。生于海拔600~2500 m的山坡路旁灌丛中、沟谷旁和疏林中等湿润的生境中。

湖北：宣恩，李洪钧4291，2923（PE）。来凤，李洪钧7325（PE）。兴山，李洪钧23（PE）。鹤峰，李洪钧5621（PE）；王映明5778（PE）。五峰，李建强303（HIB）。**四川：**金佛山，李国风63243，62049（PE，KUN）；李建强138，139（KUN）；姜恕5583（KUN）。汶川，郎楷永1245（KUN）。米易，武素功351（KUN）。金阳，川经队3271（PE，KUN）。沐川，牛二组2275（KUN）。渡口，青藏队11573（PE）。**湖南：**桑植，刘林翰9302（PE）。黔阳，安江农校1598（PE）。永顺，湖南队0214（PE）；北京队001285（PE）。邵阳，谭沛祥63751（PE）。**贵州：**普安，黔南队1375（PE，KUN）。梵净山，朱太平981（PE，KUN）。雷

山，简卓坡 50271，51078（PE，KUN）。毕节，禹平华 844，683（PE，KUN）。盘县，北京青年队 0123（PE）。江口，武陵山队 1065，1150，0192（PE）。印江，武陵山队 945（PE）。兴义，安顺队 791（PE）。纳雍，毕节队 335（PE）。**云南**：镇雄，包士英 54（KUN）；蔡希陶 52242（KUN）；李锡文 181（KUN）；禹平华 1169（KUN）。威信，包士英 307（KUN）。绥江，孙必兴 0476（KUN）。彝良，滇东北队 838（KUN）。大关，滇东北队 201（KUN）。盐津，无采集人 29 - A20（KUN）。

（18）**头花赤瓟**（中国植物志）

Thladiantha capitata Cogn. in Engl., Pflanzenr. 66（4. 275. 1）: 51, 1916; A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bes. 1（1 ~ 2）: 75, 1981. Holotypus: China, Sichuan, Kanding, Ta - tsien - lu（DAJIANLU）, Pratt（B）.

特产于四川西部。生于海拔 700 ~ 2200m 的林缘、路旁灌丛中和沟边等湿润的生境中。

四川：杨光辉 56542（PE，KUN）；李建强 94，95（KUN）；胡琳贞 20，50242（SZ）。泸定，无采集人 6890，6909（PE）。汶川，南水北调队 00570，01797（PE）。天全，彭定一 47851（CDBI）。理县，何荻平 41856，6029（SZ）。峨边，姚仲吾 2960（PE）；郑万钧 6154，6029（SZ）。石棉，谢朝俊 41687（SZ）。康定，采集人不详 115043（SZ）。

（19）**川赤瓟**（中国植物志）

Thladiantha davidii Franch. in Nouv. Archiv. Mus. Paris ser. 2, 8: 243, 1886; Cogn. in Engl., Pflanzenr. 66（4. 275. 1）: 51, 1916; A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1（1 ~ 2）: 75, 1981. Holotypus: China, Sichuan, Baoxing, Mupin, David（P）——*T. legendrei* Gagnep. in Bull. Mus. Hist. Nat. Par. 24: 289, 1918. Lectotypus: China, Sichuan, Ping - ling - se, Legendre 489（P）.

本种与头花赤瓟极为相似，区别在于前者萼片较宽，长圆形或狭长圆形，先端钝圆，舌形，明显具 3 条脉；后者萼片披针形，先端锐尖，1 脉。

特产于四川西部。生于海拔 700 ~ 2400m 的林缘、路旁灌丛及沟边等湿润的生境中。

四川：宝兴，关克俭 7556（PE）；张秀实 4963（SZ）。天全，胡文光 34660，10164（SZ）；彭定一 45879（CDBI）；蒋兴鹿 34824（PE）。屏山，川经队 1760（PE）。雷波，川经队 0066（PE）；武素功 0277。金名阳，川经队 3271（PE）。洪化，川经队 1107（PE）。汶川，无采集人 8362（PE）。

亚组 2　皱果亚组

Subsect. 2. Verrucosae A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1（1 ~ 2）: 73, 1981.

子房和果实表面具宽厚的鳞片状或瘤状突起。

3 种，中国特有。

模式种（Type species）：皱果赤瓟 Thladiantha henryi Hemsl.

（20）**云南赤瓟**（植物研究）

Thladiantha pustulata（Levl.）C. Jeffrey ex A. M. Lu et Z. Y. Zhang, in Bull. Bot. Res. 1（1 ~ 2）: 74, 1981; C. Jeffrey, Cucurb. East. Asia 33, 1980. Holotypus: China, Yunnan, Malong, Maire（E!）——*Melothria pustulata* Levl., Cat. Pl. Yunnan 65, 1916 M. mairei Levl. l. c. Thladiantha yunnanensis Gagnep. in Bull. Mus. Hist. Nat. Par. 24: 288, 1918; Hand. - Mazz. Symb. Sin. 7: 1060, 1936. Holotypus: China, Yunnan, Malong, Maire（P）.

分变种检索表

1. 叶片浅裂，萼片较小，长 4 ~ 8mm ………………………… 20a. var. **pustulata**
1. 叶片边缘具齿，不分裂，萼片较大，长 9 ~ 12mm ………………………… 20b. var. **jingfushanensis**

（20a）**云南赤瓟**（原变种）

var. **pustulata**

分布于云南和贵州（图 10）。生于海拔 1300 ~ 2400 m 的林缘、路旁灌丛中和沟谷边。

云南：嵩明，邱炳云 55182，54303，51544（PE，KUN）；李建强 8，9，243（KUN）。昆明，邱炳云 51808（PE，KUN）；刘慎谔 13792（PE，KUN）；王启无 63022（PE，KUN）。大理，刘慎谔 16111（KUN）。禄劝，毛品一 852（PE，KUN）。**贵州**：盘县，安顺队 1003（PE）；北京青年队 0112，0161（PE）。纳雍，毕节队 474（PE，KUN）。

（20b）**金佛山赤瓟**（变种）var. **jingfushanensis** A. M. Lu et J. Q. Li, in Act. Bot. Yunn. 14（2）：134，1992. Holotypus：China，Sichuan，Nanchuan，Jingfushan，Qiao－tou－he－ba，J. Q. Li 135（KUN）.

分布于四川、贵州和湖南（图 10）。生于海拔 1100～1800 米 的沟谷边、林缘等湿润的生境中。

四川：金佛山，熊济华 92693（PE）；李国风 62818（PE）；李建强 135，140，141（KUN）。**贵州**：兴仁，党成忠 058（PE）。湖南：桑植，刘林翰 9256（PE）。

（21）**皱果赤瓟**（中国植物志）

Thladiantha henryi Hemsl. in Jour. Soc. Bot. 23：316，1887；Cogn. in Engl.，Pflanzenr. 66（4. 275. 1）：47，1916；A. M. Lu et Z. Y. Zhang，in Bull. Bot. Res. 1（1～2）：74，1981. Holotypus：China，Hubei，Badong district，Henry 1757（K!）——*T. verrucosa* Cogn. in Engl.，Pflanzenr. 66（4. 275. 1）：49，1916，syn. nov. Syntypi：China，Hubei，Henry 5900，5900A（K!）——*T. henryi* Hemsl. var. *verrucosa*（Cogn.）. A. M. Lu et Z. Y. Zhang，in Bull. Bot. Res. 1（1～2）：74，1981，syn. nov. —T. dictyocarpa Hand. －Mazz.，Symb. Sin. 7：1060，1936. Holotypus：China，Hunan，near Wugang，Handel－Mazzetti 12138（W）.

C. Jeffrey（1980）指出，Oliver 在 T. henryi 名下引证的由 Henry 采集的 4 号标本（Henry 1757，5900，5936，6563）中，前 1 号为 T. henryi 的模式，后 3 号为 *T. verrucosa* 的标本，但不包括果实标本。作者检查了 *T. verrucosa* 的模式标本照片（Hubei，Henry 5900，5900A），其子房为长圆形，两端渐狭，子房基部的鳞片贴花梗下沿，应为 *T. henryi*。作者还检查了采自湖北西部的标本，均为 *T. henryi*。

分布于湖北西部、湖南西南部、陕西南部和四川东部（图 10）。生于海拔 750～2650 m 的山坡、路旁、林缘和沟谷旁等湿润的生境中。

四川：城口，戴天伦 105049（PE，SZ），100838（PE，CDBI）。南江，川经队 2693（PE）；冯永华 2693A，2693B（SZ）。巫溪，杨光辉 59441（PE）。通江，郑家志 3054（PE）。**湖北**：神农架，神农架队 20630，10001，30388，10955，21522（PE）；中美队 62（PE）。竹溪．刘继孟 8605（PE）。兴山，李洪钧 969（PE）。**湖南**：武岗，Handel－Mazzetti 12138。**陕西**：平利，平利队 0050（PE）。岚皋，乔英林 1576（PE）。

（22）**长叶赤瓟**（中国植物志）

Thladiantha longifolia Cogn. ex Oliv. in Hook. Icon. Pl. 23：f. 2222，1892；Cogn. in Engl.，Pflanzenr. 66（4. 275. 1）：49，1916；A. M. Lu et Z. Y. Zhang，in Bull. Bot. Res. 1（1～2）：74，1981；excl. Sichuan. Syntypi：China，Hubei，Badong district，Henry 4767，Zigui district，Henry 6055（K!）.

分布于湖北、贵州、湖南、广西和广东（图 10）。生于海拔 300～2200 m 的山坡、林缘等湿润的生境中。

广东：始兴，邓良 6816（PE，KUN）。**广西**：大苗山，陈少卿 15100（PE，KUN）。龙胜，广福林区队 00535（PE）。**贵州**：雷山，简焯坡 51233（PE，KUN），50708（PE）。安龙，贵州队，4442，4400（PE）。榕江，黔南队 3245（PE）。凯里，黔南队 901（PE）。**湖南**：雪峰山，李幸棠 2368（PE）。永顺，北京队 000851，000891，001283（PE）。桑植，北京队 4058，3414（PE）。**湖北**：巴东，Henry 4767，秭归，Henry 6055。

致谢 本文在导师吴征镒教授和路安民教授指导下完成；曾得到中国科学院植物研究所、昆明植物研究所、武汉植物研究所、成都生物研究所、四川联合大学生物系、南川药物种植研究所等单位的植物标本馆，英国 Kew 皇家植物园（K）、爱丁堡皇家植物园（E）、荷兰莱顿杰克斯标本馆（L）、日本东京大学理

学部植物标本馆（TI）、挪威奥斯陆大学植物园和博物馆（O）、奥地利自然历史博物馆植物部标本馆（W）、比利时国家植物园标本馆（BR）以及 Peter Raven 教授和 C. Jeffrey 先生等多方支持，中国科学院动物研究所吴燕如教授帮助鉴定昆虫标本，武汉植物研究所陈革新绘制部分插图，在此一并致谢。

参 考 文 献

李建强，1993. 罗汉果属的修订及葫芦科两新属。植物分类学报，**31**（1）：45

李建强，1995. 赤瓟亚族植物营养器官的比较解剖。武汉植物学研究，**13**（2）：107

李建强，吴征镒，路安民，1992. 赤瓟亚族植物叶片中脉的比较解剖. 云南植物研究，**14**（4）：418

李建强，吴征镒，路安民，1993. 赤瓟亚族植物的细胞学观察. 云南植物研究，**15**（1）：101

吴其浚，1957 版，植物名实图考. 上海：商务印书馆，**22**：5038

张智，1989. 南赤瓟的两个变种. 植物研究，**9**（4）：45

邹琪丽，1981. 罗汉果、木鳖子、苦瓜、河南赤瓟等四种植物花粉的观察. 广西植物，**1**（3）：24

康文隽，孙彬，1986. 丝瓜花芽发育的特点. 兰州大学学报（自然科学版），**22**（3）：144

路安民，张志耘，1981. 赤瓟属的修订. 植物研究，**1**（1～2）：61

路安民，张志耘，1986. 中国植物志（葫芦科）. 北京：科学出版社，**73**（1）：130

Bunge A, 1833. Enumeretatio Plantarum in China. 29

Chakravarty H L, 1937. Physiological anatomy of the leaves of Gurbitaceae. *Philipp J Sci* **63**（4）：409, f. 1～11

Chakravarty H L, 1958. Morphology of the staminate flowers in the Cucurbitaceae with special reference to the evolution of the stamen. *Lloydia*, **21**（2）：49

Chakravarty H L, 1959. Monograph on Indian Cucurbitaceae. *Rec Bot Surv India*, **17**（1）：70

Clarke C B, 1879. Cucurbitaceae, in Hooker's Flora of British India **2**：504

Cogniaux A, 1881. Cucurbitaceae, in De Candolle's Monographia Phanerogamarum **3**：420

Cogniaux A, 1916. Cucurbitaceae – Fevilleae et Melothrieae in Engler, Das Pflanzenrich, Leipzig：Wilhelm Engelmann, **4**：275（1）：1, 40

Cronquist A, 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Ney York：Clumbia University Press, 422

Darlinton C D, Wylie A P, 1934. Chromosome atlas of flowering plants. London：99

Gagnepain M F, 1918. Revision Des Thladiantha Asiatiques Du Museum. *Bull Mus Hist Nat Paris* **24**：287

Handel – Mazzetti H, 1936. Symbolae Sinicae. Wien：**7**（4）：1059

Jeffrey C, 1962. Notes on Cucurbitaceae, including a proposed new classification of the family. *Kew Bull* **15**（3）：337 – 371

Jeffrey C, 1963. A note on pollen morphology in Cucurbitaceae. *Kew Bull*, **17**（3）：473

Jeffrey C, 1980. The Cucurbitaceae of Eastern Asia. Kew：Royal Botanical Garden, 27

Keraudreu – Aymonin M, 1975. Cucurbitacees, in Aubreville et Leroy（ed.）Flore du Cambodge du Laos et du Viet – Nam. Paris：Museum National D' Historie Naturelle, 29.

Leopold E B, 1969. Late Cenozoic Palynology, in Tschudy & Scott（ed.）Aspect of palynology. New York：Wiley, 409

Marticorena C, 1963. Material para una monografia de la morfologia del polen de Cucurbitaceae. *Grana Palynol* **4**（1）：78

Moore R J, 1974. Index to plant chromosome numbers for 1972. Utrecht – Netherlands, 69

Moore R J, 1977. Index to plant chromosome numbers for 1973 – 74. Utrecht – Netherlands, 91

Muller E G, Pax F, 1894. Cucurbitaceae, in Engler & Prantl（ed.）Die Naturlichen Pflanzenfamilien. Leipzig：**4**（5）：1Nie R L, Tanaka T, Miyakoshi M, et al., 1989. A triterpenoid saponin from Thladiantha hookeri var. pentadactyla. *Phytochemistry*, **28**（6）：1711

Oliver D, 1892. Cucurbitaceae, in Hooker's Icones Plantarum. 23：f. 2222 Puri V, 1954. Studies in floral anatomy（7）. On placentation in the Cucurbitaceae. *Phytomorphology*, **4**：278

Zhang Z Y, Lu A M, 1989. Pollen morphology of the subtribe Thladianthinae（Cucurbitaceae）and its taxonomic significance. *Cathaya*, **1**：23